

UNIVERSITE DU QUEBEC

MEMOIRE

PRESENTE A

L'UNIVERSITE DU QUEBEC A TROIS-RIVIERES

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAITRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR

DENISE LAMY

B. SP. SCIENCES (BIOLOGIE)

EFFETS DU RECHAUFFEMENT DE L'EAU SUR LA SURVIE
ET LE COMPORTEMENT DE L'ECREVISSE ORCONECTES
VIRILIS (HAGEN)

PRINTEMPS 1978

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

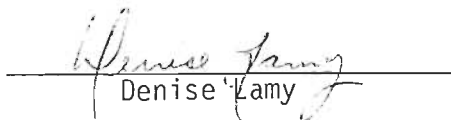
Effets du réchauffement de l'eau sur la survie et le
comportement de l'écrevisse Orconectes virilis (Hagen)

RESUME

La centrale nucléaire Gentilly I amène un réchauffement de 10°C de l'eau qu'elle utilise, lors de son fonctionnement maximum. Les organismes vivant dans le fleuve Saint-Laurent (nous étudions ici les écrevisses) sont influencés de façon variable par ce réchauffement suivant leur éloignement par rapport à la source d'eau chaude et suivant leur acclimatation, c'est-à-dire la saison. En hiver les écrevisses ne meurent pas sous l'effet direct du changement de température, mais l'effet sur leur métabolisme se traduit par une consommation d'oxygène beaucoup plus élevée, alors qu'au niveau du comportement, le déplacement est moins important lors de l'activité de combat. A la saison intermédiaire (printemps et automne), l'élévation de la température cause une très légère mortalité et nous observons également une augmentation de la consommation d'oxygène. Le déplacement lors de l'activité de combat subit aussi une certaine diminution. L'effet direct du changement de température se fait sentir, en été, sous la forme d'une forte mortalité dans la population d'écrevisses. Les survivantes présentent des effets indirects sur le métabolisme (augmentation de la consommation d'oxygène) et sur le comportement (diminution du déplacement lors de l'activité de combat). L'étude de la population nous amène à prévoir, en regard avec ces observations sur les effets de l'augmentation de température, la disparition de l'espèce dans le petit secteur du fleuve affecté par le réchauffement de l'eau, soit 381 000 mètres carrés.



Richard Couture
Directeur
Département Chimie-Biologie



Denise Lamy

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier le docteur Richard Couture, directeur de maîtrise, qui m'a suggéré le sujet de cette recherche et a contribué à son exécution. Je remercie également tous ceux et celles qui, de près ou de loin, ont contribué à l'exécution des expériences ainsi qu'à l'achèvement de ce mémoire.

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS	III
TABLE DES MATIERES	IV
LISTE DES FIGURES	VII
LISTE DES TABLEAUX	VIII
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I: MATERIEL ET METHODES	7
A) Collection et conservation du matériel	7
B) Analyse du matériel	9
1° Mesure	9
2° Détermination du sexe	9
3° Détermination de la maturité sexuelle	10
C) Situation du protocole	13
Introduction	13
1° Température létale maximum	14
2° $\Delta 10^{\circ}\text{C}$	14
3° Gradient de montée	15
4° Effet de longue durée ou effet retardé	18
D) Protocole expérimental	18
E) Paramètres mesurés	21

1° Mortalité	21
2° Consommation d'oxygène	21
3° Activité	22
F) Montages et méthodes	24
1° Régulation de la température	24
2° Consommation d'oxygène	26
3° Maturation des gonades	26
4° Etude du comportement	28
a) Identification des "patrons" de base	28
b) Mesure de l'activité	29
CHAPITRE II: BIOLOGIE DE <u>ORCONECTES VIRILIS</u> (HAGEN)	31
Introduction	31
A) Généralités	31
1° Répartition géographique	31
2° Habitat	33
3° Importance	36
B) Comportement	37
Introduction	37
1° Comportement social	38
a) Liens familiaux	38
b) Hiérarchie	39
2° L'agressivité	40
a) Etablissement d'une hiérarchie sociale	40
b) Les facteurs influençant la hiérarchie (et l'agression)	41
c) Les mécanismes sensitifs	42
d) Effet de l'agressivité	44

e) Nature des combats	45
CHAPITRE III: CYCLE VITAL	49
Introduction	49
A) Structure de la population	50
1° Répartition des classes de longueur	50
2° Sexe-ratio	53
3° L'âge	58
B) Reproduction	60
Introduction	60
1° Les mâles	61
2° Les femelles	64
3° Résumé du cycle vital	70
CHAPITRE IV: RESULTATS	72
Introduction	72
A) Températures létales maximums	72
B) Mortalité en fonction de la vitesse de variation du Δ 10°C	75
C) Consommation d'oxygène	82
D) Activité en fonction de la variation de température	88
E) Production des oeufs en fonction des conditions d'éclairage et de température	94
CONCLUSION	97
SOMMAIRE	103
BIBLIOGRAPHIE	105

LISTE DES FIGURES

Figure 1	Stylets copulateurs des mâles, forme I et forme II	11
2	Système de contrôle de la température et bassins d'expérimentation	25
3	Répartition géographique de l'espèce <u>O. virilis</u> en Amérique du Nord	32
4	Répartition des classes de longueur pour les deux périodes a) 1973 à avril 1976 et b) mai 1976 à septembre 1976	51
5	Proportion des mâles et des femelles en fonction des classes de longueur, pour la période d'un an	57
6	Forme des mâles en fonction de la taille de la carapace, pour une période d'un an	65
7	Cycle de développement des gonades des femelles en fonction de la taille de la carapace, pour une période d'un an	69
8	Cycle vital de l'espèce <u>O. virilis</u>	71
9	Températures létales maximums en fonction de la température d'acclimatation	74
10	Consommation d'oxygène (moyenne et écart-type) en fonction de la température d'acclimatation et en fonction de la vitesse de variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$	84

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1	Déphasage et gradient de montée mesurés aux stations 2,3 et 6	16
2	Durée des expériences et gradient correspondant du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$	17
3	Description des tests de température en fonction des saisons	19
4	Sommaire des captures en fonction du substrat et de la vitesse du courant pour différentes stations dans le secteur de la centrale nucléaire de Gentilly	35
5	Proportion des mâles et des femelles en fonction du temps	55
6	Longueur moyenne de la carapace en fonction de l'âge	59
7	Forme des mâles en fonction du temps	62
8	Cycle du développement des gonades des femelles en fonction du temps	66
9	Mortalité, à la saison froide, en fonction de la vitesse de variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$	77
10	Mortalité, à la saison intermédiaire, en fonction de la vitesse de variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$	78
11	Mortalité, à la saison chaude, en fonction de la vitesse de variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$	81
12	Mortalité, pour l'ensemble des saisons, en fonction de la vitesse de variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$	83
13	Durée moyenne des déplacements, pour les rencontres avec combat d'intensité "1", en fonction de la température d'acclimatation	90
14	Production des oeufs en fonction de la température et de l'éclairement	95

INTRODUCTION

La température en tant que facteur léthal a déjà été étudiée à plusieurs reprises chez de nombreux organismes, particulièrement chez les poissons. Le principal but de ces recherches consistait à trouver les températures limites inférieures et supérieures pour une espèce d'une région donnée. Les résultats varient suivant les conditions d'élevage de l'individu étudié, avant les tests, la période de l'année...

Ces diverses expériences ont montré qu'il est possible d'augmenter la tolérance à la température par acclimatation, mais jusqu'à un point limite donné (point de la mort instantanée), où il y a mort malgré une bonne acclimatation (Cairns, 1956). Brett (1941) trouve que la variation des températures létales suit la variation de température du milieu quand les poissons sont recueillis périodiquement du milieu naturel; les poissons sont plus résistants au froid en hiver qu'en été et plus résistants à la chaleur en été qu'en hiver. Suivant Hoar (1956), ces changements cycliques saisonniers dans la tolérance thermique seraient liés à la variation saisonnière de la photopériode. De plus, un organisme supportera plus facilement une lente élévation (ou baisse) de température qu'une élévation (ou baisse) brusque à cause du phénomène d'adaptation.

Pour notre étude, nous utiliserons des écrevisses comme organismes de référence, et plus spécialement l'espèce Orconectes virilis (Hagen), la plus fréquente dans notre région. Les écrevisses sont des organismes très importants dans la chaîne alimentaire car elles réintroduisent les éléments de base dans cette chaîne en utilisant, pour une partie de leur nourriture, des plantes et des animaux en décomposition. Un grand changement de la température du milieu qui affecte la survie des écrevisses peut mener à leur élimination totale. La disparition d'un maillon important de la chaîne alimentaire peut conduire, à longue échéance, à la disparition de toute la communauté.

Les écrevisses peuvent survivre à un grand écart annuel de température, soit dans des limites de 0° à 30°C , suivant leur répartition géographique. Bovbjerg (1952) rapporte qu'elles vivent dans des étangs atteignant 30°C et que des individus acclimatés sont restés vivants après une période de sept jours à 34° ou 35°C au laboratoire. Les espèces étudiées dans ce cas étaient Orconectes propinquus et Cambarus fodiens. Spoor (1955) a étudié Orconectes rusticus en utilisant surtout des individus immatures. Ses expériences montrent que le sexe, la taille ou le stade du cycle de la mue n'affectent pas la tolérance à la chaleur. Les animaux recueillis du milieu naturel à des températures de 22° à 26°C ne survivent pas plus de six heures à 37°C et survivent au moins dix jours à 35°C . Leur limite de tolérance tombe à $35,3^{\circ}\text{C}$ après quatre jours d'acclimatation à 4°C , et elle tombe à $33,5^{\circ}\text{C}$ après seize jours à 4°C . La per-

te de tolérance à la chaleur est plus lente pour une température d'acclimatation de 12°C . Ces résultats indiquent que, parmi les arthropodes aquatiques et les poissons, les écrevisses sont les organismes les plus résistants à la chaleur.

Notre étude se situe dans le cadre du projet Thermopol, projet lui-même relié à l'implantation de la centrale nucléaire de Gentilly sur la rive sud du fleuve Saint-Laurent, à quelques kilomètres de la ville de Trois-Rivières, au Québec. De par son fonctionnement, la centrale utilise l'eau du fleuve comme agent refroidisseur et la retourne à une température plus élevée après son utilisation.

L'importance de la variation de la température de l'eau dans le fleuve a d'abord été étudiée par le groupe Thermopol, qui a constaté que le fonctionnement moyen du réacteur de la centrale affecte peu la température de l'eau. Cependant, lorsque le réacteur atteint une puissance thermique de l'ordre de 480 MW, l'augmentation de température dans le cône de déjection est de $3,5^{\circ}\text{C}$; elle est près de 10°C lorsque le réacteur opère à sa puissance maximum (Vaillancourt et al., (1976).

Au cours de ce travail, nous voulons connaître l'effet que peut avoir cette augmentation de la température de l'eau sur la survie et le comportement d'organismes vivant dans le secteur touché par le changement de température. Nous voulons savoir si cette augmentation de 10°C est suffisante pour causer la mort des organismes, et ainsi, s'il existe un effet,

jusqu'à quelle distance de la centrale (de la source d'eau chaude) se fait-il sentir? Nous voulons savoir si des effets secondaires se font ressentir lorsque la température n'est pas suffisante pour causer la mort.

O. virilis, l'espèce avec laquelle nous travaillons, a déjà été utilisée en laboratoire par Ryck (1970). Celui-ci a étudié l'effet que peut avoir un stress thermique par rapport à la densité de la population et par rapport à la photophase sur le comportement d'individus juvéniles, en mesurant leur activité. Il conclue que la réponse de l'écrevisse au stress thermique est dépendante de la densité de la population et de la photophase. Des patrons d'activité très variables ont été observés comme réponse. L'activité peut décroître ou augmenter suivant les conditions de densité et de photophase, mais sans facteur de constance. Cette espèce, dans la nature, tend à s'éloigner des régions dont la température de l'eau est aux environs de 27°C car cette température représente une condition de l'environnement non désirable.

Etant donné leur plus grande abondance, nous n'utiliserons que des spécimens adultes. Tout comme Ryck (1970), nous appliquerons aux écrevisses un stress thermique, mais dans notre cas, ce stress correspond à une situation précise observée dans le milieu: il s'agit du rejet d'eau chaude provenant de la centrale nucléaire.

Nous prélevons d'abord les écrevisses que nous conservons ensuite au laboratoire dans des conditions de température identi-

ques aux conditions du fleuve. La première phase du travail consiste à chercher les limites de température supportées par les organismes à chaque saison de l'année. Puis, nous recréons expérimentalement les conditions observées (décrites par Dubé et al., 1973) lors du fonctionnement maximal du réacteur. Ceci consiste à augmenter de 10°C la température de l'eau de conservation des écrevisses à une vitesse plus ou moins grande correspondant à l'éloignement par rapport à la centrale nucléaire dans le fleuve. La température de départ des expériences est celle atteinte par l'eau du fleuve pour la saison donnée. Nous verrons si cette augmentation de 10°C a un effet létal direct.

Nous chercherons les effets secondaires, sublétaux, lorsqu'il n'y aura pas de mortalité observée. En effet, un changement dans les conditions du milieu peut causer un stress important, préjudiciable à long terme lorsqu'il n'y a pas mort immédiate. Nous effectuerons deux sortes de mesures dans ces cas. Nous mesurerons d'abord la consommation d'oxygène, qui est un reflet de l'intensité du métabolisme. Cette mesure sera prise sur les survivants de chaque test. Puis, nous étudierons l'activité de ces mêmes survivants pour voir si elle se distingue de l'activité d'écrevisses conservées en conditions normales de température, c'est-à-dire en conditions identiques au milieu naturel. Cette activité, qui est le mode d'expression du comportement, se traduit entre autres, chez les écrevisses, par de fréquentes rencontres qui aboutissent souvent en combats. Nous avons donc étudié ces rencontres afin d'en détailler les gestes

et d'en extraire des composantes facilement identifiables d'un combat à l'autre. Les différences dans les rencontres et dans la consommation d'oxygène constituent les indices qui nous permettront de déceler la présence de stress sublétaux chez les organismes ayant survécu aux tests de température.

Le grand nombre d'individus nécessaire nous a permis d'entamer une étude sur la structure de la population de l'écrevisse O. virilis, parallèlement à ce travail sur la température. Nous avons également étudié le développement des gonades des femelles par rapport à la production des oeufs et la transformation des mâles par rapport à la période d'accouplement.

CHAPITRE I

MATERIEL ET METHODES

A) Collection et conservation du matériel

La majorité des spécimens échantillonnés proviennent du fleuve Saint-Laurent, à la hauteur de la centrale nucléaire de Gentilly. Nous avons procédé à l'échantillonnage, pour la période de 1973 à mars 1976¹, au moyen de bourolles² appâtées soit avec des morceaux de poissons, soit avec du pain. Les bourolles sont de petites cages métalliques cylindriques permettant l'entrée des écrevisses par les extrémités, sans leur permettre de sortir. Pour la période d'avril 1976 à septembre 1976, nos spécimens ont été capturés dans les filets (verveux) d'un pêcheur commercial.

Les écrevisses sont gardées au laboratoire dans des bassins de fibre de verre de couleur vert foncé. Ces bassins, de forme rectangulaire, mesurent 2,43 mètres de long par 0,6 mètre de

1) Echantillonnage d'exploration de la population naturelle

2) 60 cm x 40 cm de diamètre maximum

large et 0,3 mètre de profond et sont posés sur des tréteaux en bois. Chaque bassin est relié à un système d'eau courante, eau dont la température correspond à celle du fleuve (naturellement, sans y apporter de modifications). L'eau courante assure une bonne oxygénation des bassins. Elle provient du circuit de la ville.

Pour rendre le milieu plus naturel, nous avons répandu du gravier dans le fond des bassins et, en guise d'abris, nous avons utilisé des roches plates ainsi que des tuyaux de plastique coupés en longueurs d'environ 10cm superposés les uns sur les autres. L'utilisation de ces tuyaux nous permet de conserver un grand nombre d'individus dans un même bassin. Les abris sont importants car, l'espèce étant nocturne, les individus passent la journée cachés. De plus, lors de la mue, ils sont attaqués par leurs congénères, leur nouvelle carapace étant à ce moment très vulnérable car elle a besoin de quelques jours pour se durcir. Les abris permettent donc de survivre à cette période difficile.

La nourriture consiste en de très petits morceaux de boeuf distribués à tous les jours. Distribuée plus fréquemment, la viande n'est pas consommée. De plus, une fois blanchis par leur séjour dans l'eau, les morceaux sont dédaignés et on les retire alors des bassins.

B) Analyse du matériel

1° Mesure

Tous les spécimens furent mesurés à l'aide d'un pied à coulisse millimétré. La mesure utilisée est la longueur du céphalothorax, de la pointe du rostre jusqu'à l'extrémité postérieure du céphalothorax. La longueur totale de la carapace correspond environ au double de la longueur du céphalothorax. Cette méthode nous permet d'obtenir une mesure juste, le céphalothorax étant rigide, alors que la mesure de la longueur totale de la carapace peut apporter des variations dues à la flexibilité de l'abdomen. Weagle et Ozburn (1970) ont utilisé cette méthode.

2° Détermination du sexe

Les sexes sont séparés chez les écrevisses et la femelle possède un abdomen proportionnellement plus large que celui du mâle. Les caractères sexuels primaires permettent une identification aisée. Les ouvertures des oviductes, par où sont expulsés les oeufs formés dans les gonades, sont visibles à la base de la troisième paire de pattes locomotrices sur le thorax. Les ouvertures du "vas deferens" se situent, chez le mâle, à la base de la cinquième paire de pattes locomotrices, également sur le thorax. La femelle possède un réceptacle séminal se situant au centre du thorax entre la quatrième et la cinquième paire de pattes locomotrices. Ce sont les deux premières paires d'appendices de l'abdomen du mâle, les stylets copulateurs, qui assurent par leur forme tubulaire le transfert du sperme lors de l'accouplement.

3° Détermination de la maturité sexuelle

Les mâles adultes peuvent se présenter sous deux formes. La forme I, ou forme d'accouplement, est caractérisée par les stylets copulateurs très effilés, ainsi que par les pinces et les diverses épines très robustes. La forme II, ou forme non-reproductive, est caractérisée par des stylets copulateurs beaucoup plus grossiers (figure 1). La forme juvénile ou immature ressemble à la forme non-reproductive adulte, mais s'en distingue par sa très petite taille. Ces caractères, décrits par Crocker et Barr (1970), sont facilement différenciables sur les spécimens.

Nous devons connaître le degré de développement des gonades des femelles pour l'étude de la reproduction. Deux méthodes distinctes ont été expérimentées pour cette détermination. Nous avons basé la première méthode sur le degré de développement des oeufs, estimé d'après leur taille. Les femelles sont classées en six catégories:

- 1) les jeunes, immatures
- 2) les adultes, ovaires vidés, juste après la ponte
- 3) apparition des oeufs dans les ovaires, jusqu'à une taille de 0,05cm
- 4) oeufs de 0,05 à 0,10cm
- 5) oeufs de 0,10 à 0,15cm
- 6) oeufs de plus de 0,15cm



Forme I
6 x



Forme II
6 x

Figure 1: Stylets copulateurs des mâles a) forme I
b) forme II¹

¹ Tiré de Crocker et Barr, 1970, p. 61 et 62

La deuxième méthode est liée à la concentration des pigments dans les ovaires. Cette méthode a été expérimentée sur la perchaude et l'écrevisse au cours de l'année 1976. Les pigments vitellins, soit les caroténoïdes, sont solubles dans l'acétone pure, contrairement aux protéines qui sont dénaturées et forment un précipité blanc. On peut donc extraire la caroténoïdes des gonades au moyen de l'acétone pure.

Nous prélevons les gonades sur nos spécimens et nous en isolons les pigments vitellins. Pour isoler ces pigments il s'agit de briser les cellules des gonades en déposant celles-ci dans un broyeur à hélice et de solubiliser les pigments de caroténoïde par l'acétone pure. Ensuite, on mesure la densité optique (D.O.) de la solution obtenue à 480nm, soit la longueur d'onde où les caroténoïdes absorbent au maximum. La densité optique étant directement proportionnelle à la concentration (loi de Beer: $D.O. = ebc$), nous pouvons établir, à l'aide des mesures de ces densités, un point de comparaison fonctionnel entre les divers échantillons étudiés: plus la densité optique est élevée, plus la concentration en pigments caroténoïdes est importante dans les gonades, et, donc, plus le développement des ovaires est avancé.

Bien qu'en principe cette méthode soit intéressante, nous ne pouvons l'utiliser car il aurait fallu procéder d'abord à un échantillonnage important de façon à établir une courbe étalon pour ensuite comparer nos spécimens à cette étalon. Il

serait nécessaire de prélever un très grand nombre d'ovaires d'un degré de développement variable afin d'obtenir des chiffres caractéristiques d'un développement donné lors de la mesure de la densité optique, alors que nous ne disposons que d'un nombre restreint de femelles. Pour cette raison, nous avons évalué le degré de développement des femelles en utilisant uniquement la première méthode, décrite plus haut.

C) Situation du protocole

Nous devons rechercher l'effet que peut avoir la présence d'une usine rejetant de l'eau chaude dans un cours d'eau. Nous connaissons déjà l'effet de l'émission de chaleur sur la masse d'eau elle-même. Nous établirons d'abord les limites de température acceptées par les organismes qui y vivent puis nous appliquerons les modifications de température qui affectent cette masse d'eau aux organismes.

Les modifications apportées n'ont pas nécessairement un effet létal direct car la température atteinte se situe, dans certains cas, à un niveau inférieur à la limite maximum supportée. Les modifications du milieu peuvent quand même affecter les organismes; c'est pourquoi nous vérifions l'état des survivants pour chaque test. Nous cherchons premièrement les modifications apparues dans le métabolisme en mesurant le taux de la consommation d'oxygène et ensuite, les modifications du comportement en mesurant certaines activités quantifiables. De plus, nous examinons la possibilité des écrevisses femelles

de produire des oeufs lorsque les conditions du milieu diffèrent de la normale.

La température moyenne de l'eau du fleuve est d'environ 0°C dans le milieu naturel, en hiver (ou saison froide). La température moyenne de l'eau au printemps étant la même que celle de l'automne, soit 10°C, nous avons regroupé ces deux saisons sous le terme de "saison intermédiaire". La température moyenne de l'eau est de 20°C en été (ou saison chaude).

1° Température létale maximum

Nous devons connaître d'abord la température maximum supportée par les écrevisses au cours de chaque saison. Les premiers tests consistent à élever lentement la température de l'eau où séjournent les écrevisses, à la vitesse d'environ 1°C/heure, jusqu'à ce que 100% de la population meure. Les écrevisses utilisées proviennent des bassins de conservation, à la même température que le milieu naturel. En saison froide l'augmentation de température se fait à partir de près de 0°C; elle se fait à partir de 10°C en saison intermédiaire et à partir de 20°C à la saison chaude.

2° Δ 10°C

Il se produit une augmentation de la température de l'eau de près de 10°C dans le cône de déjection lorsque le réacteur opère à sa puissance maximum. Nous avons voulu reproduire le fonctionnement normal de la centrale en augmentant la température de l'eau de conservation des écrevisses de 10°C.

Nous avons effectué une première série de tests consistant à varier cette température de 10°C , à partir de la température du milieu naturel, pour chaque saison. D'abord, pour la saison froide, les individus acclimatés à près de 0°C sont réchauffés jusqu'à une température de 10°C . Une seule série de tests a été exécutée pour les deux saisons intermédiaires. Les écrevisses sont alors réchauffées de 10°C , température d'acclimatation, jusqu'à 20°C . A la saison chaude, les individus acclimatés à 20°C sont réchauffés jusqu'à 30°C .

3° Gradient de montée

La température de l'eau dans le fleuve s'élève plus ou moins rapidement suivant l'éloignement par rapport à la sortie d'eau. La vitesse de variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$, dans nos expériences, est reliée à cette distance plus ou moins grande d'un point à la source d'eau chaude. Ainsi, d'après le tableau 1, le changement se fait à la vitesse de $3,9^{\circ}\text{C}/\text{heure}$ à 800 m de la sortie de l'eau réchauffée alors que la température de l'eau augmente de $8,2^{\circ}\text{C}/\text{heure}$ dans le canal de sortie même (Vaillancourt et al., 1976). Nous avons donc choisi plusieurs gradients de montée pour rendre compte de l'effet de chaleur à une plus ou moins grande distance de la centrale. Ainsi, nous augmentons la température en 24 heures, en 12 heures, en 6 heures et en 3 heures. Nous trouvons dans le tableau 2 les gradients de montée correspondants.

TABLEAU 1¹

Déphasage et gradient de montée mesurés aux stations 2,3 et 6

Station	Déphasage (minutes) par rapport au réacteur	Gradient de montée
2 (canal d'entrée)	∞	0
3 (canal de sortie)	10	8,2°C/heure
6 (800m de la sortie)	80	3,9°C/heure

¹ Tiré de Vaillancourt et al., 1976

TABLEAU 2

Durée des expériences et gradient
correspondant du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$

Durée	Gradient
10° en 3 heures	$3.33^{\circ}\text{C}/\text{heure}$
10° en 6 heures	$1.66^{\circ}\text{C}/\text{heure}$
10° en 12 heures	$0.83^{\circ}\text{C}/\text{heure}$
10° en 24 heures	$0.42^{\circ}\text{C}/\text{heure}$

4° Effet de longue durée ou effet retardé

Nous avons vérifié si nous pouvions trouver, en plus de l'effet du choc de température, un autre effet causé par une longue exposition à une température sublétales. C'est pourquoi nous avons doublé la durée des tests, mais en maintenant les écrevisses à la nouvelle température atteinte, soit, pour la saison froide, à 10°C, à 20°C en saison intermédiaire et à 30°C pour la saison chaude (voir tableau 3).

D) Protocole expérimental

Nous exécutons quatre tests différents pour chaque saison. Nous répétons trois fois chacune des expériences pour un grand total de trente-six tests de température pour l'année, soit douze tests pour chaque saison ou neuf tests pour chaque vitesse de changement du Δ 10°C. En plus, nous établissons la température létale maximum pour chaque saison, en répétant les expériences trois fois également.

Nous utilisons dix individus pour chaque test quand les écrevisses sont en nombre suffisant. Nous en utilisons cinq dans les autres cas. Nous choisissons également dix individus qui servent de témoins pendant le déroulement de chaque test. Ces témoins sont conservés dans un bac de plastique (décrit plus loin) identique à celui utilisé pour les tests. La température de l'eau du bac de ces écrevisses est celle de la saison, soit près de 0°, 10° ou 20°C selon les cas.

TABLEAU 3

Description des tests de température en
fonction des saisons

Température d'acclimatation	Vitesse d'élévation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$	Durée du séjour à la nouvelle température
Hiver 0°C	3 heures	3 heures à 10°C
	6 "	6 " "
	12 "	12 " "
	24 "	24 " "
Saison intermédiaire 10°C	3 heures	3 heures à 20°C
	6 "	6 " "
	12 "	12 " "
	24 "	24 " "
Eté 20°C	3 heures	3 heures à 30°C
	6 "	6 " "
	12 "	12 " "
	24 "	24 " "

Tous les tests de $\Delta 10^{\circ}\text{C}$ se déroulent de la même façon. Les écrevisses prélevées dans le bassin de conservation sont mesurées et identifiées par une goutte de vernis de couleur, puis déposées dans le bac d'expérimentation. La première partie du test consiste à élever de 10°C la température de l'eau du bac d'après le gradient de montée choisi. Nous calculons le % de mortalité à ce moment et nous mesurons la consommation d'oxygène de même que l'activité des survivants. Puis, nous poursuivons le test pour mesurer l'effet retardé: les écrevisses restantes séjournent dans le bac à la température obtenue dans la première partie, pour une durée égale à la vitesse de montée. Nous calculons à nouveau le % de mortalité et, pour les survivants, nous mesurons encore la consommation d'oxygène et l'activité.

Nous calculons le % de mortalité des écrevisses témoins conservées, en nombre égal, dans une eau à la température normale de la saison, parallèlement à chaque test. Nous mesurons aussi leur consommation d'oxygène et leur activité.

Les tests de température létale maximum sont exécutés avec le même montage. Les écrevisses, prélevées dans le bassin de conservation, sont déposées dans le bac d'expérimentation. Nous élevons la température de l'eau à la vitesse de $1^{\circ}\text{C}/\text{heure}$ jusqu'à ce que toutes les écrevisses meurent, en notant la température de la mort de chaque individu.

E) Paramètres mesurés

1° Mortalité

Nous calculons la mortalité pour deux conditions. Le premier calcul, après l'élévation de température, a pour but d'évaluer l'importance du choc de température sur un organisme selon sa situation par rapport à la source de chaleur. La modification du milieu est la même pour tous mais elle s'effectue plus ou moins rapidement. Nous voyons dans ce cas la capacité que possède l'organisme de s'adapter au changement car en général, un changement brusque dans les conditions du milieu amène une forte mortalité alors que des modifications plus lentes permettent l'adaptation aux nouvelles conditions.

Le deuxième calcul vise à mesurer l'effet d'une modification permanente ou, tout au moins, de longue durée, lorsque l'intensité du changement lui-même n'est pas assez forte pour causer immédiatement la mort. L'organisme s'affaiblit avec le temps, dans ce cas, et meurt finalement lorsque le changement implique une trop grande adaptation.

2° Consommation d'oxygène

La consommation d'oxygène des écrevisses a été mesurée après la première partie de chaque test et à nouveau à la fin. En parallèle, nous avons mesuré la consommation d'oxygène des individus témoins, non touchés par un changement de température, pour chaque saison. Nous mettons en évidence l'effet sub-

létal de la modification de température lorsque nous mesurons une consommation d'oxygène différente, en absence de mortalité. Cet effet subléthal peut persister et même aboutir finalement à la mort lorsque nous maintenons la nouvelle température un certain temps, selon les tests.

Nous avons calculé la consommation d'oxygène d'une façon uniforme pour permettre la comparaison entre les différentes lectures de cette consommation. Une certaine agitation accélère la vitesse de la respiration de l'écrevisse étudiée quand nous l'introduisons dans le récipient de mesure. Nous n'avons pas utilisé les dix premières minutes du test pour cette raison, mais plutôt les soixante minutes suivantes, dans l'évaluation de la consommation d'oxygène. Nous arrêtons le test si la concentration d'oxygène dans le récipient hermétique baisse en bas de 1,5 ppm avant la fin des soixante minutes et le calcul est effectué de telle sorte que la consommation d'oxygène soit ramenée en proportion à une période d'une heure.

3° Activité

Le comportement agressif constitue une des composantes de l'activité des écrevisses. Cette agressivité s'exprime par des combats de dominance lors de la rencontre de deux individus. Nous avons choisi de comparer cette partie du comportement car il est possible de la quantifier. Les différents gestes de ces combats de dominance se retrouvent d'un individu à l'autre sous la forme de "patrons" de base. Ces "patrons" sont plus ou moins

stéréotypés selon le degré d'évolution des espèces. Nous pouvons facilement les différencier chez les écrevisses. Nous provoquons donc les rencontres entre deux écrevisses, en les isolant dans un bac, afin de mesurer leur activité, en quantifiant ces rencontres. Nous leur attribuons une valeur numérique d'après un index d'intensité établi selon l'utilisation des gestes stéréotypés (décrits plus loin). La durée totale du déplacement de chacune des écrevisses est mesurée, lors de chaque rencontre, en plus de l'intensité du combat.

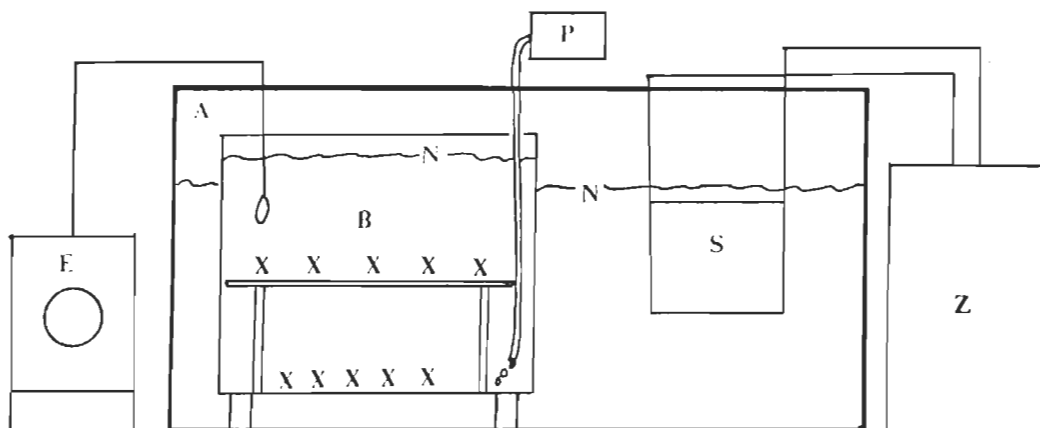
Nous devons déterminer si, pour une saison donnée, les combats des individus en tests diffèrent des combats des témoins, à l'aide des deux valeurs, intensité du combat et durée du déplacement pour chaque individu. En saison froide, les combats des témoins ont lieu à près de 0°C , température où les écrevisses restent habituellement inactives alors que les combats des tests amènent les individus à une température où l'activité est normale, soit à 10°C . En saison intermédiaire, les combats des témoins se font à 10°C , et ceux des individus des tests de chaleur, à 20°C . La température des combats des témoins se situent à 20°C à la saison chaude alors qu'elle atteint 30°C pour les combats des individus en test.

F) Montages et méthodes

1° Régulation de la température

Les tests de température sont effectués dans un aquarium en verre de 60cm x 30cm x 40cm. L'appareil de contrôle de la température, de marque Lauda AGU, fonctionne à l'aide d'un thermostat et peut refroidir ou réchauffer l'eau selon les besoins. Un serpentin issu de cet appareil contient de l'eau circulant continuellement sous l'action d'une pompe. Nous utilisons toujours la même quantité d'eau dans l'aquarium, ce qui nous a permis de trouver la capacité de fonctionnement de l'appareil pour chaque vitesse de changement de température désirée. La température de l'eau est enregistrée en continu à l'aide d'un enregistreur de marque Taylor, à 1°C de précision. La calibration de cet appareil se fait à partir d'un thermomètre au mercure de -20° à +50°C. L'oxygénation de l'eau est assurée par une pompe à air.

Les écrevisses sont placées dans un petit bac de plastique à deux étages, de 25cm x 25cm x 18cm, lui-même placé dans l'aquarium (figure 2). De cette façon, l'eau qui environne les écrevisses n'entre pas en contact avec le métal du serpentin de l'appareil de chauffage de l'aquarium. La sortie de la pompe à air se situe dans le bac de plastique, de même que c'est la température de l'eau de ce bac qui est enregistrée. Nous déposons cinq individus à l'étage inférieur du bac de plastique et cinq à l'étage supérieur, lorsque nous effectuons des tests avec dix écrevisses.



A: GRAND AQUARIUM

B: BAC A ECREVISSES

E: ENREGISTREUR DE TEMPERATURE

N: NIVEAU DE L'EAU

P: POMPE A AIR

S: SERPENTIN DE CHAUFFAGE

X: ECREVISSES

Z: APPAREIL DE CHAUFFAGE AVEC THERMOSTAT
DE CONTROLE

Figure 2: Système de contrôle de la température et
bassins d'expérimentation

2° Consommation d'oxygène

La consommation d'oxygène est mesurée avec un appareil de marque YSI, enregistreur d'oxygène dissout, modèle 54. Le compteur indique la consommation d'oxygène en ppm, sur une échelle de 0 à 20, avec une précision de 0,05 ppm.

L'écrevisse étudiée est placée dans un récipient de verre contenant de l'eau à la température du test en cours. L'électrode de lecture est fixée hermétiquement à travers le couvercle du récipient en prenant soin d'éviter la formation de bulles d'air à la surface du couvercle. Le récipient de verre est déposé dans le petit bac de plastique servant aux tests de température, lui-même déjà dans l'aquarium chauffé. Cette précaution nous permet de conserver la même température dans le petit récipient de verre pour toute la durée de la mesure de la consommation d'oxygène, qui s'étend sur plus d'une heure. Le récipient de verre est déposé dans un des bassins de conservation, à la température normale de la saison en cours, pour la mesure de la consommation d'oxygène des témoins. Le récipient lui-même contient déjà de l'eau à cette même température.

3° Maturation des gonades

Nous avons étudié chez les femelles les conditions nécessaires à la production des oeufs. Cette partie de l'expérience couvre une partie de l'hiver et du printemps. La moitié des femelles sont acclimatées pour cette période à une tempéra-

ture plus élevée que la normale, soit à 18°C , la température de la pièce, qui correspond à la température du début de l'été alors que la température de l'eau est de près de 0°C en hiver et atteint 10°C au printemps dans le milieu naturel. L'autre groupe de femelles suit ces conditions normales de température.

Nous utilisons pour le premier groupe de femelles un aquarium de 60cm x 30cm x 40cm, divisé en deux compartiments égaux. Toutes les parois ainsi que le dessus de l'un de ces compartiments sont hermétiques à la lumière, alors que l'autre laisse entièrement passer la lumière. Une pompe à air assure l'aération de chacune des deux sections. Nous conservons trois femelles dans la section obscure, à température modifiée (18°C), et trois autres à cette même température, mais à la lumière du jour.

Nous isolons deux sections de dimensions semblables à celles de l'aquarium dans un des grands bassins de conservation en fibre de verre. L'une de ces sections est également hermétique à la lumière. Trois femelles séjournent à la noirceur, et trois autres dans la section à la lumière du jour. Nous rappelons que la température de l'eau de ces bassins de conservation se situe à près de 0°C pour la période de l'hiver, et atteint 10°C au printemps. L'eau étant courante, l'oxygène se renouvelle continuellement.

4^o Etude du comportement

a) Identification des "patrons" de base

L'agressivité chez les écrevisses se manifeste fréquemment sous la forme de combats résultants de la simple rencontre de deux individus. Nous avons d'abord étudié ces rencontres afin d'identifier les principaux gestes constituant le comportement agressif.

Les observations sont faites dans un aquarium de 60cm x 30cm x 40cm, à fond de sable et contenant de l'eau continuellement aérée, à une température d'environ 18°C. Cette température correspond au début de l'été dans le milieu naturel, période à laquelle ont été faites ces observations préliminaires au laboratoire. Une paroi divise l'aquarium en deux sections égales de 30cm x 30cm x 40cm, ce qui nous permet l'observation successive de deux groupes d'écrevisses. Ces groupes se composent soit de quatre individus, soit de deux individus, auparavant isolés les uns des autres et rassemblés pour la circonstance dans l'aquarium afin de provoquer les rencontres. Chaque individu est identifié par une goutte de vernis de couleur différente, déposée au milieu du céphalothorax (ceci n'affectant pas les écrevisses).

La description des rencontres est enregistrée à l'aide d'une petite enregistreuse à cassette; ceci nous permet de noter ensuite les détails du comportement étudié. La vitesse de

déroulement de certains gestes nous empêche d'écrire en même temps que nous observons. Deux films ont été tournés, en plus, pour mieux comprendre le déroulement des différents gestes. Le premier film montre deux écrevisses se rencontrant pour la première fois alors que le second a pour sujet deux écrevisses qui se côtoient depuis quelques jours. Les deux films, super-8 Kodachrome, ont été tournés avec une ciné-caméra Bolex-200.

b) Mesure de l'activité

Nous devons maintenant quantifier les combats d'après la méthode standard fondée sur les gestes de base décrits grâce à la première série d'observations sur le comportement. Nous avons établi un index d'intensité que nous attribuons sur toute la durée de la rencontre. Cet index comprend cinq catégories:

- 0: rien, c'est à dire aucune interaction
- 1: contacts mineurs, par les antennes ou les pinces
- 2: contacts des pinces, avec pincements
- 3: contacts des pinces avec secousses violentes
- 4: contacts violents avec grand déplacement des deux individus.

Nous avons choisi uniquement des mâles, plus nombreux, pour les combats. Les écrevisses utilisées sont d'abord mesurées. Il est important de prendre deux individus dont la longueur du céphalothorax ne diffère pas de plus de 3mm. La différence de taille est un facteur qui influence le résultat d'une rencontre (voir plus loin les facteurs influençant la hiérar-

chie). Il faut également choisir des spécimens possédant tous leurs appendices car il arrive fréquemment qu'un individu ait perdu soit une pince, soit une antenne ou une patte locomotrice. Les différences physiques peuvent également influencer les résultats.

Nous utilisons un récipient circulaire en verre, de 25cm de diamètre par 5cm de profondeur. La paroi est recouverte d'un papier noir afin d'éviter les reflets. Les écrevisses attaquent souvent leur propre reflet sur la paroi en l'absence de papier noir. La température de l'eau est celle du test en cours pour les individus chauffés et celle du milieu naturel pour les témoins.

Nous filmons un combat d'écrevisses par type de test, pour chaque saison étudiée. Nous filmons aussi un couple correspondant dans le groupe témoin. Toutefois, tous les survivants de chaque catégorie de tests se battent et nous relevons les mesures provenant de tous ces combats, ainsi que pour les témoins. Les images, en noir et blanc, sont exécutées avec un système de caméra en vidéo: la pellicule consiste en une bande magnétique qu'il est immédiatement possible de visionner sur un écran de télévision en circuit fermé.

En plus, nous chronométrons, à la seconde près, la durée du déplacement de chaque écrevisse lors des rencontres. Ce déplacement recouvre aussi la durée des gestes de combats; ceux-ci s'étendent généralement sur une période de trois minutes. La durée du déplacement est ajustée ensuite, en proportion, à une période d'une minute.

CHAPITRE II

BIOLOGIE DE ORCONECTES VIRILIS (HAGEN)

Nous retrouvons presque exclusivement l'espèce Orconectes virilis (Hagen) dans le fleuve Saint-Laurent à la hauteur de la centrale nucléaire de Gentilly, à l'exception de quelques rares spécimens de l'espèce Cambarus bartoni (Faxon). C'est pourquoi nous avons choisi la première espèce pour nos études portant sur l'effet des modifications de la température de l'eau du milieu, sur les écrevisses.

A) Généralités

1^o Répartition géographique

O. virilis est l'espèce d'écrevisse la plus commune et la plus abondante de l'Amérique du Nord; elle est très répandue à travers le centre et le nord des Etats-Unis et à travers le Canada, depuis l'Alberta jusqu'en Ontario et au Québec (figure 3). Au Nord, on la trouve jusqu'au 55^e parallèle et elle s'étend à



Figure 3: Répartition géographique de l'espèce *O. virilis* en Amérique du Nord¹

¹ Tiré de Crocker et Barr, p. 95.

l'ouest jusqu'au centre-est de l'Alberta (Aiken, 1967). Mais les limites extrêmes, au nord et à l'ouest, ne sont pas encore définitives à cause du manque d'observations provenant de ces régions. Un plus grand nombre d'études concernant cette espèce, effectuées aux Etats-Unis, permettent d'établir avec plus de certitude la limite sud de sa répartition.

On la trouve entre autres dans le fleuve Saint-Laurent, au Québec, dans la région étudiée; nous l'avons également recueillie dans les rivières Bécancour et Saint-Wenceslas, la première à direction sud-nord, se jetant dans le fleuve Saint-Laurent alors que la seconde se jette dans la rivière Bécancour.

Nous pouvons étendre la présence de cette espèce à toute la région des basses terres du Saint-Laurent bien que nous n'ayons pas échantillonné tout le secteur.

2^o Habitat

Cette espèce est tolérante à une grande variété de conditions de l'environnement à travers son aire de répartition. Mais en général on la trouve dans les rivières claires et froides à fond rocheux (Crocker et Barr, 1970). Dans notre région, nous l'avons recueillie dans la rivière Bécancour, de profondeur moyenne, qui se caractérise par un fond complètement rocheux par endroits, et par la rapidité du courant. Nous l'avons également trouvée dans la rivière Saint-Wenceslas, dont le lit est constitué, au contraire, d'un fond plutôt boueux

avec très peu de roches. Crocker, en 1957, a aussi constaté qu'on la trouve occasionnellement dans des rivières à fond boueux et à courant plus lent. Elle habite également dans les lacs rocheux, souvent en eaux profondes (Threinen, 1958). D'après Aiken (1968), elle migre en eaux profondes et se terre parmi les roches du fond, où la vase la recouvre rapidement si elle reste inactive, pour échapper à la gelée de l'hiver. Mais cette espèce ne creuse pas de véritables terriers, en général; c'est pourquoi, dans certaines régions, elle ne peut survivre dans les cours d'eau qui gèlent complètement en hiver ou qui s'assèchent totalement à certaines périodes de l'année (Caldwell & Bovbjerg, 1969).

Le fond du fleuve Saint-Laurent, dans le secteur de la centrale nucléaire de Gentilly, est parsemé de grosses roches et le courant y est assez rapide. Le substrat lui-même est de nature variable. Les prélèvements effectués à différentes stations donnent les résultats enregistrés au tableau 4. Les stations situées dans un secteur à courant assez important présentent un certain pourcentage de graviers et de galets alors qu'une station en eau calme n'en comporte pas. Nous observons, parallèlement, que les captures sont nulles à ce même endroit alors que plusieurs individus ont été capturés aux autres stations. Les écrevisses choisissent le substrat avec graviers et galets, plus favorable, lorsqu'elles se trouvent dans un milieu présentant une diversité de conditions du substrat.

TABLEAU 4

Sommaire des captures en fonction du substrat
et de la vitesse du courant pour différentes
stations dans le secteur de la centrale nu-
cléaire de Gentilly

Intensité du courant	Substrat Fond	% de graviers et galets	Total des indivi- dus capturés ¹
Moyen	Loam argileux	35%	36
Fort	Argile	5%	39
Fort	Loam argileux	65%	17
Fort	Sable	15%	25
Calme	Argile	--	0

¹ L'effort de pêche est identique à chaque station.

O. virilis est une espèce nocturne, c'est à dire qu'elle se dissimule le jour sous des pierres, des plantes ou des débris alors qu'elle sort la nuit à la recherche de sa nourriture. Elle se comportera différemment selon son habitat: elle creusera des terriers, à l'occasion, là où l'on retrouve de la glaise alors qu'elle se contentera de s'abriter sous les roches et les débris quand le fond est rocailleux. En certains endroits de la rivière Saint-Wenceslas, nous avons remarqué des bordures presque entièrement constituées de glaise; c'est à ces endroits seulement que nous avons observé des trous creusés par les écrevisses. Hazlett et al. (1974) ont aussi rapporté que cette espèce peut creuser des terriers en fonction de la composition du substrat du cours d'eau qu'elle habite.

3° Importance

Elle sert de proie à certaines espèces de poissons, de tortues, de grenouilles et à plusieurs espèces d'oiseaux. Certains de ses prédateurs se nourrissent durant le jour. Cette tendance que possède O. virilis à limiter ses déplacements hors de son abri à la période nocturne est une adaptation qui protège grandement cette espèce de la majorité de ses prédateurs possibles (Roberts, 1944). Elle sert également de nourriture aux mammifères, dont l'homme. C'est un met très recherché en certains endroits. Elle constitue un plat national en Louisiane, dans le sud des Etats-Unis. On la consomme aussi beaucoup en Scandinavie et dans le sud de la France.

Cette espèce est omnivore, utilisant dans sa diète un mélange de végétation aquatique, de petits invertébrés, de restes de plantes et d'animaux et des détritus (Lagler et Lagler, 1943). Ceci indique l'importance des écrevisses à maintenir un flux d'énergie efficace à l'intérieur d'une communauté biotique (Crocker & Barr, 1970), car elles convertissent le matériel non utilisé par les autres animaux en servant elles-mêmes de nourriture par la suite. Or les animaux utilisant les détritus et les autres animaux morts sont très peu nombreux à l'intérieur de la chaîne alimentaire. De plus, leur grand nombre et leur capacité à se propager rapidement indiquent que les écrevisses ont un haut potentiel biologique (Crocker & Barr, 1970).

B) Comportement

Le comportement en général, adaptatif, est le produit de l'évolution organique comme tous les autres processus biologiques. Il ne peut se développer indépendamment de l'environnement, ni de l'expérience de l'individu en relation avec celui-ci (Reese, 1964). Aussi pour connaître l'effet d'un changement d'une constituante physique de l'environnement sur l'espèce, est-il nécessaire de connaître les habitudes de celles-ci dans des circonstances normales de vie. C'est pourquoi nous avons entrepris l'étude du comportement de nos écrevisses.

Nos observations porteront principalement, chez O. virilis, sur les combats entre deux individus, manifestation pra-

tique du comportement agressif de ces animaux. Nous avons choisi d'étudier les combats car les écrevisses se battent très fréquemment et parce qu'il est assez facile de les quantifier par différentes observations.

Cette partie de l'étude demeure importante, bien qu'elle soit secondaire, car c'est avec les données acquises dans des conditions régulières que nous pourrons dire si la constituante physique de l'environnement, la température, a affecté le comportement des individus.

1° Comportement social

a) Liens familiaux

Les écrevisses ont un mode de vie solitaire. Il ne s'établit aucun lien familial au moment de la reproduction. Des interactions de type social en vue des accouplements se produisent lorsque le mâle se cherche une femelle pour copuler. Comme le mâle n'a pas la capacité de reconnaître les sexes (Pearse, 1909), il essaie de copuler avec tout individu qu'il rencontre. Nous avons observé, dans nos bassins d'acclimatation, un mâle essayant de s'accoupler avec un autre mâle, mort. Une femelle se laissera faire, son inertie agissant comme déclencheur social alors que les mâles se défendent des avances des importuns. Pour cette raison, le métabolisme des mâles est plus haut que celui des femelles durant la période de reproduction, reflétant les différences du comportement entre les deux sexes (Rice et Armitage, 1974). Il n'y a plus de relation sociale entre les

deux membres du couple après la copulation. Il incombe donc à la femelle seule de s'occuper des jeunes. Toutefois cette tâche se limite à peu de choses chez les écrevisses. La femelle portera les oeufs attachés aux pléopodes sous l'abdomen où elle leur assurera une bonne aération, après leur expulsion au printemps. Les oeufs éclosent et les jeunes subissent des mues très rapprochées avant de quitter définitivement leur mère. Il n'y a pas d'élevage proprement dit.

b) Hiérarchie

On note des relations de hiérarchie qui se manifestent par des contacts souvent violents: deux écrevisses se battent jusqu'à ce qu'il y ait détermination d'un gagnant et d'un perdant lorsqu'elles se rencontrent en dehors de la période d'accouplement. Ces combats sont reliés au fait que des individus de la même espèce, occupant la même niche écologique dans la nature, doivent compétitionner pour la même nourriture, les mêmes abris ou les mêmes matériaux de construction (Eibl-Eibesfeldt, 1961). Ils ont un rôle bien précis qui est d'assurer l'espacement des membres du groupe. Cet espacement sert à assurer à chacun des individus occupant la même niche, le minimum de nourriture et de couvert requis. L'espacement permet également d'assurer une meilleure protection contre les prédateurs puisque chacun peut se trouver un abri plus facilement. Cela empêche de plus la surutilisation du milieu environnant (Wynne-Edwards, 1962) et assure l'extension de l'espèce au-delà de son aire d'occupation (Wallace, 1973).

L'espacement des individus est tellement important pour la survie de l'espèce que l'agressivité qui amène ce résultat a été favorisée par la sélection naturelle (Eibl-Eibesfeldt, 1961).

2° L'agressivité

a) Etablissement d'une hiérarchie sociale

On a observé que le comportement agressif, chez les écrevisses, aboutit à l'établissement d'une hiérarchie sociale. Pardi (1948) a aussi observé ce phénomène chez d'autres invertébrés, des guêpes du genre Polistes. Une hiérarchie à deux rangs a été notée chez "Pagurus longicarpus" et une hiérarchie à trois et à quatre rangs pour le homard, Homarus americanus. Dans ce type de hiérarchie, un des individus prend la tête du groupe et devient dominant alors que les autres entretiennent avec lui des relations de subordonnés. Cette relation de dominant-dominé a été observée pour la première fois chez des animaux par Schjelderup-Ebbe (1935) dans un petit groupe de poules domestiques. On l'a ensuite découverte chez plusieurs organismes de développement plus ou moins avancé.

Bovbjerg (1953) a étudié les relations de dominance chez O. virilis. Il a travaillé avec des groupes de quatre écrevisses de la même taille et de même sexe. Un ordre de dominance linéaire du supérieur à l'inférieur s'établit au bout d'un maximum de cinq jours chez tous les groupes et cet ordre

demeure stable. On observe beaucoup de corps à corps et des coups échangés au début de l'expérience, quand les écrevisses viennent d'être mises en présence les unes des autres. Un animal en évite rarement un autre ou répond rarement à une simple menace en s'enfuyant, durant les premiers jours. Les individus des rangs inférieurs (troisième et quatrième rangs de quatre individus) sont les premiers à réagir à la simple démonstration d'une tendance agressive, puis les sous-dominants (deuxième rang de quatre individus) suivent plus tard cette façon de réagir. Les échanges de contacts agressifs diminuent de plus en plus à mesure que les individus ont appris à reconnaître le rang hiérarchique de chacun. Un individu dominant ne gagne pas nécessairement toutes les rencontres mais d'après le nombre total des rencontres gagnées, on peut facilement découvrir l'individu dominant du groupe.

Bovbjerg (1956) a également étudié le comportement de l'écrevisse Procambarus alleni et a trouvé les mêmes relations de dominance. Lowe (1956) a fait les mêmes observations avec l'espèce Cambarellus shufeldtii. Mais Lowe a étudié des groupes de huit écrevisses en plus des groupes de quatre. Toutefois, l'ordre des rangs inférieurs n'apparaît pas aussi clairement dans ces groupes de huit que dans les plus petits groupes.

b) Les facteurs influençant la hiérarchie (et l'agression)

La taille est le premier facteur influençant l'établissement d'une hiérarchie; la taille est directement reliée à

l'effet de dominance, soit dans un groupe de mâles, soit dans un groupe de femelles (Bovbjerg, 1956). On a aussi constaté ce fait chez bien d'autres animaux: les plus gros dominent les plus petits.

Le sexe a aussi un rôle à jouer chez les adultes, pour certaines espèces. Ainsi Bovbjerg (1956) a trouvé que chez P. alleni le mâle est dominant sur la femelle chez les individus matures, mais le mâle ou la femelle domine indifféremment chez les immatures. Lowe (1956) montre, avec C. shufeldtii, que le mâle ou la femelle, adulte, peut dominer un groupe, ceci dépendant de l'agressivité inhérente à chaque individu. Mais si une femelle est plus grosse que les mâles présents dans le groupe, elle sera assurément dominante. Une femelle ovigère devient extrêmement agressive et domine un groupe formé de mâles et d'autres femelles sans oeufs. Elle devient beaucoup moins active quand ses jeunes se séparent d'elle, perdant de son agressivité et souvent à ce moment, elle descend vers les rangs inférieurs de la hiérarchie. Si une femelle porte des oeufs qui ne se développent pas, son agressivité n'est pas influencée.

Un individu dominant perd son rang lors de la période de mue, mais il peut reprendre facilement sa dominance aussitôt que sa nouvelle carapace s'est formée.

c) Les mécanismes sensitifs

L'ordre qui s'établit dans un groupe indique qu'il ex-

iste une différence d'agressivité intrinsèque entre les différents individus des groupes étudiés. Ceci implique d'abord une perception sensorielle, la reconnaissance de cette différence chez l'autre ainsi que la mémoire de cette reconnaissance selon une certaine forme d'apprentissage. L'étude faite par Bovbjerg (op. cit.) nous montre la forme de perception impliquée: une hiérarchie s'établit dans un groupe d'écrevisses temporairement aveuglées, de même que dans un groupe dont on a coupé les antennes. Mais cette capacité est perdue en absence à la fois de la vision et du sens du toucher. La reconnaissance des individus est donc reliée soit à des facteurs visuels, soit à des facteurs tactiles. Cette reconnaissance dépend toutefois de la quantité de temps alloué pour l'apprentissage. Ainsi un animal dominant baisse au dernier rang quand une pince est enlevée après un séjour de seulement cinq jours dans un groupe. Mais l'animal mutilé conserve en général son rang élevé si auparavant la hiérarchie a été bien établie, rendant la fréquence des combats corps à corps à peu près nulle (Lowe, 1956).

En présence d'abris, Lowe(1956) trouve que l'individu dominant qui essaie de déloger un habitant obtient un abri à chaque fois dans un groupe de quatre individus. Les individus du deuxième et du troisième rang restent habituellement dans un abri tant qu'ils ne sont pas dérangés. Ils se défendent l'un de l'autre, mais pas du dominant. Les mouvements du quatrième individu sont inhibés; il reste en place et bouge seu-

lement s'il est attaqué et ne défend peu ou pas du tout sa position. Les écrevisses réagissent avant tout à la présence d'un autre individu plutôt qu'au besoin de se trouver un abri, puisqu'elles s'en vont aussitôt, mais ceci, toutefois, dans un milieu expérimental.

Costanzo et Cox (1972) ont effectué une étude sur l'apprentissage. Les dominants apprennent plus vite que les non-dominants à inverser une habitude apprise. Toutefois il n'y a pas de différence de durée lors de l'entraînement ou de la disparition de cette habitude entre les dominants et les non-dominants

d) Effet de l'agressivité

L'agressivité a un effet sur la distribution des populations. On a noté en plusieurs endroits le mouvement des femelles O. virilis des eaux peu profondes vers les eaux plus profondes au cours de l'été. Le phénomène semble général pour l'espèce à travers son aire de répartition. Fast (1971) suggère que cette relation est liée directement à l'agressivité des mâles, résultant dans l'expulsion des femelles des eaux peu profondes alors que Momot (1967) associe à cette migration, la maturation des gonades, elle-même reliée à la température de l'eau (Aiken, 1969).

Lunt (1967) a montré que la longueur des pinces de O. virilis, qui est proportionnelle à la longueur de la carapace

(donc à la taille), est reliée à la dominance. Or les mâles sont plus grands que les femelles du même âge chez cette espèce et nous avons vu que la taille est directement reliée à la dominance. Les mâles dominant donc pour leur groupe d'âge à cause de leur taille plus importante. Les batailles augmentent jusqu'à ce qu'un espacement adéquat se produise quand il y a un surplus de population, l'été, avec l'arrivée des jeunes. Les mâles adultes, c'est-à-dire les écrevisses dominantes, se concentrent alors dans les eaux peu profondes qui offrent de meilleures sources de nourriture et de meilleures conditions d'abri (Camougis et Hichar, 1959 et Abrahamson, 1966) et aussi de température (Momot, 1973).

Bovbjerg (1964) a conclu que la dispersion des écrevisses est reliée à la densité, c'est-à-dire que le taux de dispersion par unité de temps à partir d'un point donné de relâchement d'un groupe d'individus est plus grand au point de plus grande densité. Or, la dispersion se fait grâce à l'agressivité de chaque individu. Lunt (op. cit.) montre qu'il y a une distance minimum maintenue entre deux écrevisses. Si la densité de la population augmente, cette distance diminue jusqu'à une limite. Cette distance individuelle, ou distance d'attaque, est influencée par la taille des animaux face à face et correspond à la zone dans laquelle la probabilité d'attaque est inversement proportionnelle à la distance de l'animal.

e) Nature des combats

Nous avons vu qu'en dehors des périodes d'accouplement,

la rencontre de deux écrevisses (mâle-mâle, mâle-femelle, femelle-femelle) conduit presque toujours à un combat de nature plus ou moins complexe, suivant l'état d'agressivité des individus en contacts. Ceux-ci ont tendance à se battre la première fois qu'ils se rencontrent plutôt que de s'éviter quand ils sont habitués l'un à l'autre. Ce fait nous permettra d'utiliser les batailles comme un indice de la vitalité de nos individus qui auront subi des variations de température, lors des différents tests d'acclimatation, afin de déterminer si ces variations influencent leur intensité d'agression.

Nous avons remarqué quatre comportements principaux lors des batailles. D'abord, le "combat corps à corps", bilatéral, où les deux écrevisses qui se rencontrent échangent des coups et souvent se pincent avec les chélicères, attrapant occasionnellement le rostre ou une patte locomotrice de l'opposant. Il arrive parfois qu'un animal perde cette partie quand il tente de se libérer, alors qu'il est retenu par l'autre. Le combat, dans ce cas, se termine par le retrait rapide de l'un des deux animaux. Souvent l'animal victorieux poursuit le perdant qui s'éloigne et le frappe sur la queue avec ses pinces.

Le "coup de pince" est une agression unilatérale dans laquelle un animal s'approche, les chélicères devant qu'il étire soudain pour frapper l'autre. Celui-ci se retire sans même se défendre. Ensuite, la "menace" consiste seulement en une approche, les chélicères en position de frapper. Mais cette

position est suffisante pour causer la retraite de l'opposant, avant même que l'agresseur frappe. Dans "l'évitement", il n'y a pas de signe de comportement de menace discernable; mais l'écrevisse dominée s'éloigne d'un animal en mouvement en tâchant de ne pas retenir son attention. Bovbjerg (1953) avait aussi rapporté ces quatre comportements de base.

Puis d'autres détails sont notés. Il arrive assez souvent que l'écrevisse dominante grimpe sur le dos de l'autre ou bien, en passant, la pousse hors de son chemin par un grand mouvement de pince. L'individu dominant bouge beaucoup alors que le dominé reste plutôt immobile.

Le premier contact, au début d'une rencontre, se fait généralement par les antennes, les deux animaux demeurant immobiles; les antennes battent alors rapidement vers le bas. Parfois les maxillipèdes s'agitent également lors des attaques violentes; pendant ces attaques, les antennes des deux écrevisses sont complètement dressées vers le haut et, de temps à autre, l'un d'entre elles donne des coups d'antennes à son opposante. Celle-ci tente de redresser son céphalothorax encore plus vers l'arrière afin d'éviter ces coups. Ceux-ci se donnent en balançant les deux antennes parallèlement de gauche à droite, comme dans un coup de fouet.

On remarque que le dominé se retire en repliant son telson, alors que le gagnant a le corps complètement étendu, après le combat. Les écrevisses cherchent à s'échapper quand elles sont plusieurs dans le même contenant, l'espace occupé

étant très restreint. Peut-être que l'espacement devient nécessaire pour la survie psychologique, dans ce cas, puisque la nourriture est disponible en grande quantité; puisqu'elles ne peuvent s'échapper, elles se terrent dans les coins de l'aquarium, le plus éloignées possible l'une de l'autre. A deux, elles occupent les deux coins opposés en oblique. Il arrive aussi que l'écrevisse dominante s'installe dans le fond alors que l'autre grimpe jusqu'au grillage qui recouvre l'aquarium et s'y accroche. L'écrevisse vaincue s'échappe habituellement à reculons en donnant un coup de l'abdomen, puis elle se retourne et continue de s'éloigner en marchant.

Chaque écrevisse se choisit un coin de l'aquarium, à la fin d'un combat. Elles se creusent, à l'aide des chélicères, une dépression dans le sable le long de la paroi, comme abri. Puis les deux replient le telson et, orientant la tête vers le centre de l'aquarium, s'écrasent en position de repos.

CHAPITRE III

CYCLE VITAL

Il est important de connaître le cycle vital de l'espèce étudiée car plusieurs phénomènes de ce cycle sont reliés à la température. Etant donné le grand nombre d'individus utilisés pour les tests de température, il a donc été possible, parallèlement, de recueillir des données pour l'étude des populations locales. Toutefois, cette partie de notre étude portera seulement sur une appréciation qualitative de la structure de la population car l'échantillonnage a été effectué d'une façon non standardisée, dans le seul but de recueillir un certain nombre d'individus.

Il fallait prélever un grand nombre de spécimens car il est nécessaire d'utiliser de nouvelles écrevisses à chaque expérience, c'est-à-dire que nous ne reprenons pas les éventuelles survivantes des tests précédents, afin d'éviter le phénomène d'acclimatation suite aux variations de température subies lors des tests.

La première période, soit de 1973 à avril 1976, correspond à un échantillonnage d'exploration de la population naturelle, au moyen de bourolles dans le secteur de la centrale nucléaire de Gentilly, dans la baie (cône de déjection), avant le fonctionnement de la centrale.

Par la suite, soit d'avril 1976 à septembre 1976, les individus sont recueillis au moyen de verveux, au fur et à mesure des besoins des expériences.

A) Structure de la population

1^o Répartition des classes de longueur

La répartition des classes de longueur de la population d'écrevisses se trouve dans la figure 4, d'abord pour la période de 1973 à avril 1976 et, en second lieu, pour la période de mai 1976 à septembre 1976. Dans cette figure, nous comparons donc la population naturelle à la population utilisée dans les tests de température.

Nous avons calculé la longueur moyenne de la carapace de chacun de ces échantillons en séparant les mâles et les femelles. La longueur moyenne de la carapace des femelles de la première période est de 4,18cm et celle des mâles, de 4,37cm, avec une moyenne de 4,27cm pour la population totale. Elle est de 4,82cm chez les femelles de la seconde période et de 4,66cm chez les mâles, avec une moyenne de 4,74cm pour la population totale. Cette différence de la taille entre les deux

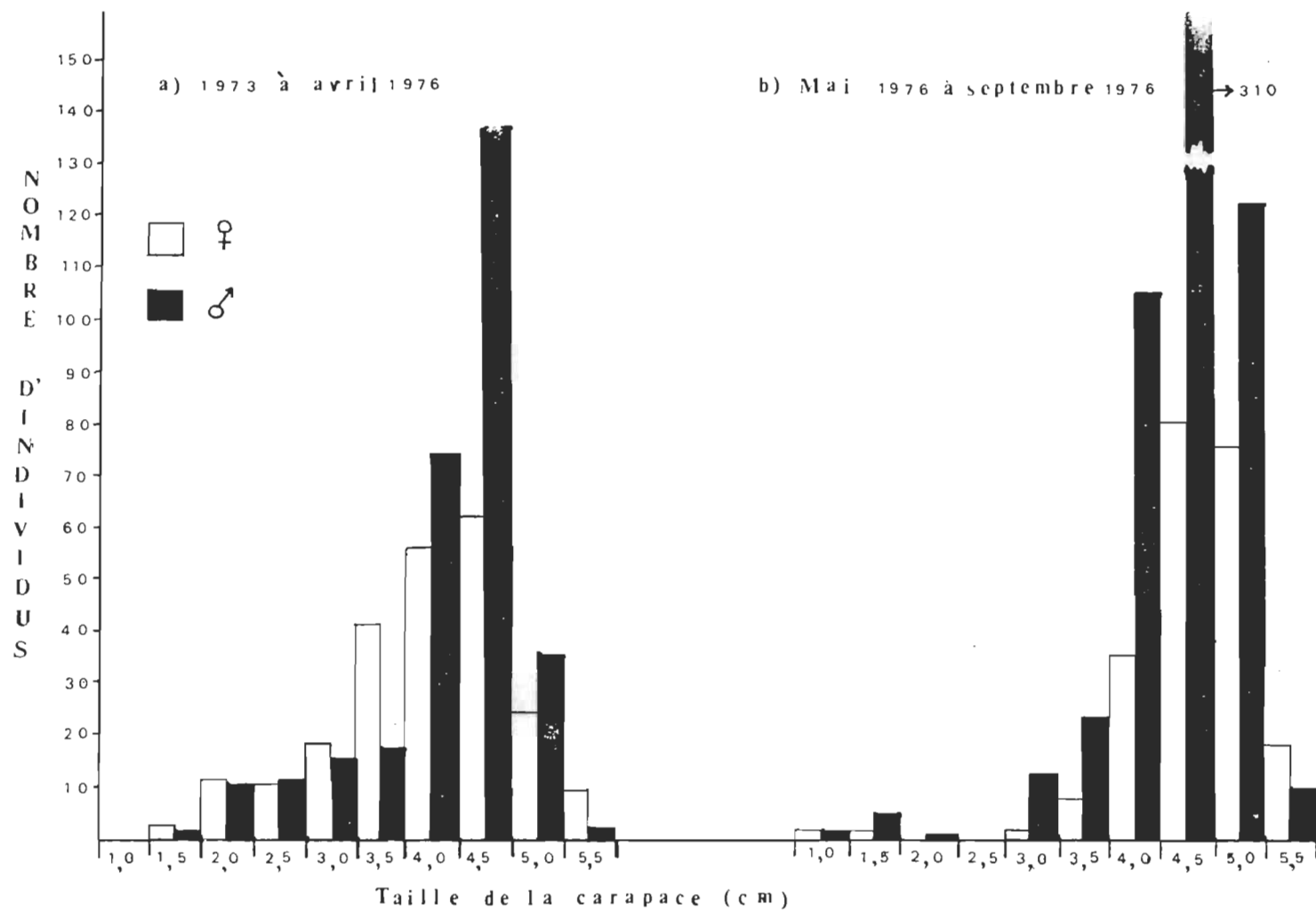


Figure 4: Répartition des classes de longueur pour les deux périodes

a) 1973 à avril 1976 et
b) mai 1976 à septembre 1976

échantillonnages, peu importante toutefois, peut résulter de plusieurs facteurs. Nous comptons d'abord un plus grand nombre d'individus pour la seconde période, soit 820 individus (avec 226 femelles et 594 mâles) par rapport à 552 individus (avec 242 femelles et 310 mâles) dans le premier cas. Le surplus de la deuxième période correspond à des spécimens de grande taille, soit des classes de 4,0, 4,5 et 5,0cm. Un deuxième facteur important se rapporte au système d'échantillonnage lui-même. Il est fort probable que les bourolles recueillent des spécimens de taille légèrement inférieure à ceux recueillis par les verveux: ceux-ci seraient moins sélectifs quant à la taille, acceptant autant les petits individus que les grands. Toutefois de très petits spécimens ont été recueillis un à un à l'aide d'une épuisette au cours des deux périodes d'échantillonnage.

La classe de longueur la plus importante, pour les deux périodes, est celle de 4,5cm et correspond à la moyenne pour la période de mai 1976 à septembre 1976. La moyenne de 4,27cm, pour 1973 à avril 1976, nous indique la présence d'un plus grand nombre d'individus dans chacune des plus petites classes.

Mais nous pouvons conclure que, globalement (en dehors des variations dues aux deux systèmes d'échantillonnage), la population utilisée pour les expériences est identique à la population naturelle. Les conclusions obtenues lors des expériences peuvent donc s'appliquer à une population naturelle.

Puisque les deux populations se ressemblent, la taille moyenne de la population est à nouveau calculée à partir des mêmes spécimens, mais cette fois pour une période couvrant une année complète, soit d'octobre 1975 à septembre 1976, afin de ramener toutes les données à une année complète du cycle vital.

Les mois d'hiver correspondant à une période de léthargie chez les écrevisses, nous avons groupé les mois de cette période. En fait, les spécimens ont été recueillis aux mois d'octobre 1975, novembre 1975 et avril 1976. Pendant les autres mois le fleuve est recouvert de glace et il n'y a pas eu de prélèvements. La moyenne des 364 femelles donne, pour cette période d'un an, 4,71cm de longueur de carapace et la moyenne des 859 mâles, 4,66cm soit 4,68cm pour la population totale.

Les plus gros spécimens de cet échantillonnage mesurent 5,9cm de longueur de carapace, chez les mâles comme chez les femelles alors que la longueur maximum de la carapace des mâles est de 4,5cm et de 4,2cm pour les femelles dans une population étudiée par Momot (1967) au Michigan. Hazlett et al. (1974) ont capturé des spécimens atteignant 6,9cm de longueur de carapace, dans une population du Michigan également.

2⁰ Sexe-ratio

Nous utiliserons encore la période de douze mois, soit d'octobre 1975 à septembre 1976, pour l'étude du sexe-ratio, en regroupant également les mois d'octobre 1975 à avril 1976.

La proportion de mâles et de femelles pour chaque mois figure dans le tableau 5. Une première observation nous montre la grande variabilité du rapport mâles/femelles au cours de l'année. Au moi de mai, par exemple, nous obtenons presque uniquement des mâles. Les femelles pondent leurs oeufs au printemps et, comme elles ne doivent pas être dérangées pour cette circonstance, elles se cachent et probablement se déplacent peu. Les mâles, plus libres de circuler, ont plus de chances d'être pris dans les filets. Les mâles dominent encore en juin, mais dans une proportion moindre. Les femelles libèrent les jeunes au cours de ce mois, quoique certaines portent exceptionnellement des oeufs jusqu'en juillet. Elles circulent plus librement à ce moment, ce qui explique l'augmentation de leur capture. Les femelles prédominent alors en juillet. Nous avons déjà mentionné que les mâles préfèrent les zones peu profondes en été, chassant les femelles vers les eaux plus profondes. Un échantillonnage en eaux profondes montrera donc une plus faible quantité de mâles par rapport aux autres mois où l'eau est plus haute même près des rivages, permettant un échantillonnage à cet endroit. Il ne faut pas oublier que l'échantillonnage se fait à l'aide de verveux, filets qui demandent une certaine profondeur. La proportion des mâles augmente à nouveau en août et septembre.

Threinen (1958) confirme aussi le phénomène estival: les femelles n'ont jamais dépassé 7,3% du total d'un échantillonnage ayant été effectué presque entièrement dans moins d'un

TABLEAU 5

Proportion des mâles et des femelles en fonction du temps

Période	♂		♀		Nb Total
	Nb	%	Nb	%	100%
Octobre 1975- avril 1976 ¹	271	68,2	126	31,8	397
Mai 1976	190	90,5	20	9,5	210
Juin 1976	116	75	39	25	155
Juillet 1976	37	26	104	74	141
Août 1976	116	72,2	45	27,8	161
Septembre 1976	129	81,2	30	18,8	159
1 an: octobre 1975 à septembre 1976	859	70,3	364	29,7	1223

¹ Cette période comprend en fait des spécimens échantillonnés en octobre 1975, novembre 1975 et avril 1976.

mètre d'eau, et jamais dans plus de trois mètres. D'après Momot (1972), les femelles migrent en eaux profondes entre juin et août, soit à partir du départ des jeunes. Un autre échantillonnage en eaux peu profondes effectué par Aiken en 1967 donne, pour le mois d'août, 64% de mâles pour 36% de femelles et, en septembre, 55% de mâles pour 45% de femelles.

Nous obtenons un rapport total de 70,3% de mâles et 29,7% de femelles pour la période d'un an (octobre 1975 à septembre 1976). Bien que, d'après ces données, la population semble contenir une plus forte proportion de mâles, nous croyons que ce rapport n'est pas fidèle à la réalité, mais représente plutôt la sélectivité de l'échantillonnage en rapport avec la profondeur de l'eau et le comportement des organismes dans le milieu naturel.

Le rapport des mâles et des femelles en fonction des classes de longueur couvre, dans la figure 5, la population totale pour une année, soit 859 mâles et 364 femelles. Celles-ci sont représentées en plus grand nombre dans les plus petites classes de longueur (1,0cm et 1,5cm) et dans les plus grandes classes (5,0cm et 5,5cm). Les mâles sont plus nombreux dans les classes moyennes (de 3,0cm à 4,5cm). Mais puisqu'ils sont aussi plus nombreux dans notre échantillonnage, ils dominent en proportion dans presque toutes les classes de longueur.

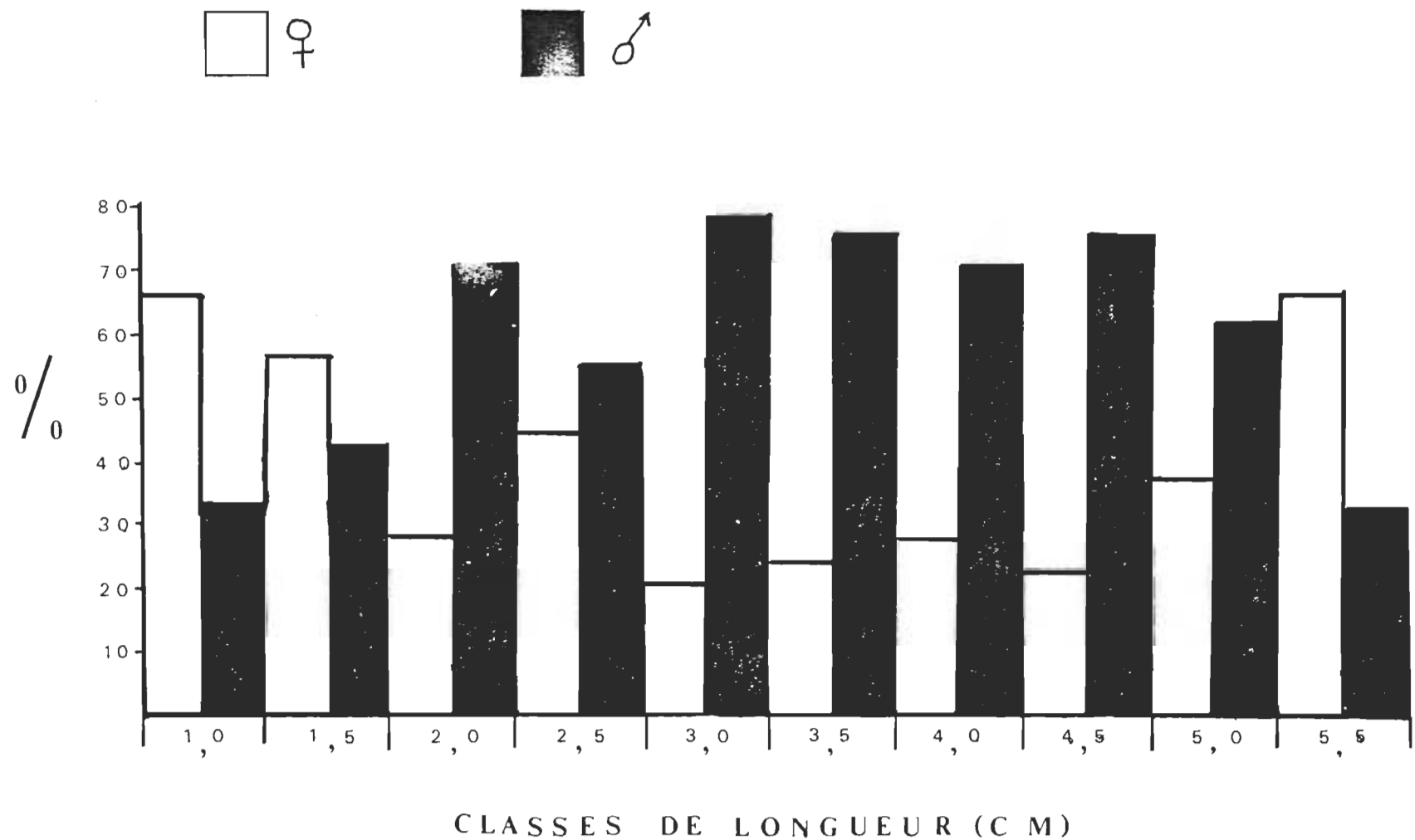


Figure 5: Proportion des mâles et des femelles en fonction des classes de longueur, pour la période d'un an.

3° L'âge

La méthode d'échantillonnage ne nous permet pas d'établir l'âge de nos spécimens. Seuls les individus de très petite taille recueillis à l'aide d'une épuisette, en juillet, se classent assurément dans la classe d'âge des jeunes de l'année. Les expériences d'acclimatation à la température n'exigent pas la connaissance précise de l'âge de chaque individu, mais il est quand même nécessaire de pouvoir différencier les jeunes des adultes. D'autres études effectuées sur l'espèce O. virilis nous servent à cette différenciation. Aiken (1967) a fait l'étude d'une population de l'Alberta (Canada). D'après lui, les mâles compris entre 2,3 et 2,5cm et les femelles de 2,1 à 2,3cm de longueur de carapace constituent un groupe mélangé d'individus matures et immatures. Nous concluons pour notre usage que les mâles de plus de 2,5cm sont des adultes alors que la taille minimum de la carapace des femelles adultes est de 2,3cm.

Le tableau 6 nous donne le résultat d'une étude quantitative effectuée par Momot (1967) sur une population de la même espèce au Michigan, évaluant la longueur moyenne de la carapace pour chaque groupe d'âge et ce, pour une période de deux ans. Les deux sexes seraient matures après une mue en juillet, à l'âge-I, soit au début du deuxième automne de leur vie. La longueur moyenne de la carapace des individus de cet âge correspond à la longueur des spécimens matures étudiés par Aiken

TABLEAU 6Longueur moyenne de la carapace en fonction de l'âge¹

Année	Groupe d'âge	♂	♀
		Longueur moyenne de la carapace mm	Longueur moyenne de la carapace mm
1962	0	15,25	14,17
	I	30,94	28,04
	II	36,78	31,54
	III	40,96	36,96
1963	0	14,63	13,78
	I	28,69	26,76
	II	36,23	31,41
	III	40,80	36,44

¹ Tiré de Momot (1967) "Population Dynamics and Productivity of the Crayfish, Orconectes virilis, in a Marl Lake", p. 67.

(op. cit.). Les femelles survivent jusqu'au début de l'été suivant (âge-II) après l'accouplement d'automne, pour produire les jeunes. Il est possible que les mâles survivent également jusqu'au printemps suivant (âge-II) pour la nouvelle période d'accouplement. Ensuite la plupart meurent. Les femelles meurent après le départ des jeunes quoique certaines vivent jusqu'à l'automne suivant. Il est rare que des individus mâles ou femelles survivent jusqu'au quatrième printemps (Threinen, 1958).

B) Reproduction

Les écrevisses ont un mode de reproduction hétérosexué. Le mâle et la femelle peuvent s'accoupler chacun avec plusieurs partenaires, les mâles essayant de copuler avec toutes les femelles qu'ils rencontrent. Il y a deux périodes d'accouplement, soit d'avril à mai et d'août à octobre (Fasten, 1914). Nos observations en laboratoire confirment ces faits bien que nous ayons noté en plus quelques accouplements au cours de l'hiver. L'absence de glace à la surface des bassins, permettant l'accès de la lumière contrairement au milieu naturel, en est probablement la cause. Caldwell et Bovbjerg (1969) remarquent que cette espèce s'accouple en tout temps quand le mâle a la forme reproductive (forme I) et que la température est suffisamment élevée pour permettre l'activité. L'accouplement peut durer de quelques minutes à plusieurs heures.

La maturation ovarienne complète nécessite quatre à cinq mois de basse température et d'obscurité constantes au cours de l'hiver pour aboutir à la ponte des oeufs au printemps (Aiken, 1969). Les oeufs sont portés quelques semaines, avant que les jeunes naissent. Après leur éclosion, ils demeurent attachés aux pléopodes de la femelle, passant par trois mues, avant de quitter celle-ci définitivement, soit un délai de six à vingt jours. Les femelles commencent à muer après le départ des jeunes. Les mâles passent de la forme d'accouplement, ou forme I, à une forme non-reproductive, ou forme II, pour la durée de l'été.

1° Les mâles

En général, les mâles matures prennent la forme II par l'intermédiaire d'une mue, après la période d'accouplement du printemps. Une nouvelle mue permet le retour à la forme I à partir du mois d'août.

Nous avons étudié la mue de nos spécimens par rapport à la reproduction, pour une période d'un an, soit d'octobre 1975 à septembre 1976. Ici encore la première période, dans le tableau 7, représente en fait des spécimens d'octobre 1975, novembre 1975 et avril 1976. La presque totalité des individus ont la forme I pour cette période de même que dans le mois de mai. Ces deux périodes correspondent à l'époque d'accouplement, exigeant la forme I. Le changement de forme commence à se produire après l'accouplement, pour atteindre un maxi-

TABIEAU 7

Forme des mâles en fonction du temps

Forme Période	I		II		Total ¹ (100%) Nb	III
	Nb	%	Nb	%		Nb
Octobre 1975- avril 1976	256	99,6	1	0,4	257	14
Mai 1976	187	98,4	3	1,6	190	0
Juin 1976	108	93,1	8	6,9	116	0
Juillet 1976	20	52,6	18	47,4	38	7
Août 1976	112	96	7	4,0	119	0
Septembre 1976	129	100	0	-	129	0

¹ Ce total ne comprend pas les individus immatures, classés dans la catégorie III.

mum en juillet avec une proportion de 47,4% d'individus de forme II et 52,6% de forme I. Le changement de forme s'effectue dans le sens inverse dans le mois d'août, en vue de la période d'accouplement d'automne, amenant à nouveau un fort pourcentage d'individus de forme I, soit 96%, pour 4% seulement d'individus de forme II. En septembre, tous les individus ont retrouvé leur forme d'accouplement sur un total de 129 individus.

La capture des individus de petite taille exige l'utilisation d'un échantillonnage particulier (épuisette), ce qui n'a été effectué qu'à l'automne 1975 et en juillet 1976. Pour cette raison, nous excluons les individus immatures dans le calcul du pourcentage des différentes formes, au tableau 6. Nous pouvons quand même supposer la présence de jeunes, dans la population, pour les autres mois, non échantillonnés.

Nous remarquons la présence d'un spécimen de forme II pour la période d'octobre 1975-avril 1976. Il arrive parfois, lors de la mue d'automne, que certains individus conservent leur seconde forme. Ces individus ne s'accouplent donc pas et forment un petit groupe d'adultes non-reproducteurs. En juillet, seulement 47,4% de la population de mâles atteint la forme II. Aiken (1965) au New Hampshire a aussi constaté ce phénomène: de sa population échantillonnée, seulement 61% des mâles passent à la forme II en muant; parmi les autres 39%, environ la moitié ont mué en conservant la forme I.

La forme des mâles en fonction des classes de longueur est représentée à la figure 6 et comprend tous les individus échantillonnés dans la période d'un an. Cette figure met bien en évidence la petite taille des immatures. Les individus des formes I et II sont représentés dans toutes les autres classes de longueur. La classe de 2,5cm comprend à la fois des immatures et des adultes. Cette classe de longueur est donc la limite entre les immatures et les adultes puisque nous n'avons pas d'immatures dans les classes supérieures. Les individus de forme I sont en nombre bien supérieur à ceux de forme II, puisque les écrevisses prennent cette forme pendant environ neuf mois et demi sur douze et que de nouveaux spécimens sont recueillis à chaque mois. Certains conservent toujours la forme I, même après la mue du début de l'été.

2° Les femelles

Nous utilisons les six catégories de développement des oeufs, décrites plus haut, pour classifier les femelles. Nous utilisons les spécimens échantillonnés sur une période d'un an, soit d'octobre 1975 à septembre 1976, au tableau 8. Nous avons calculé le pourcentage d'individus dans chaque classe, en fonction du temps. Mais ici aussi, comme pour les mâles, nous ne comprenons pas les immatures dans ce calcul.

La ponte, chez les écrevisses, se fait habituellement dans le mois de mai, à la fin du printemps. Une ponte si tardive en comparaison avec d'autres espèces semble être, d'après

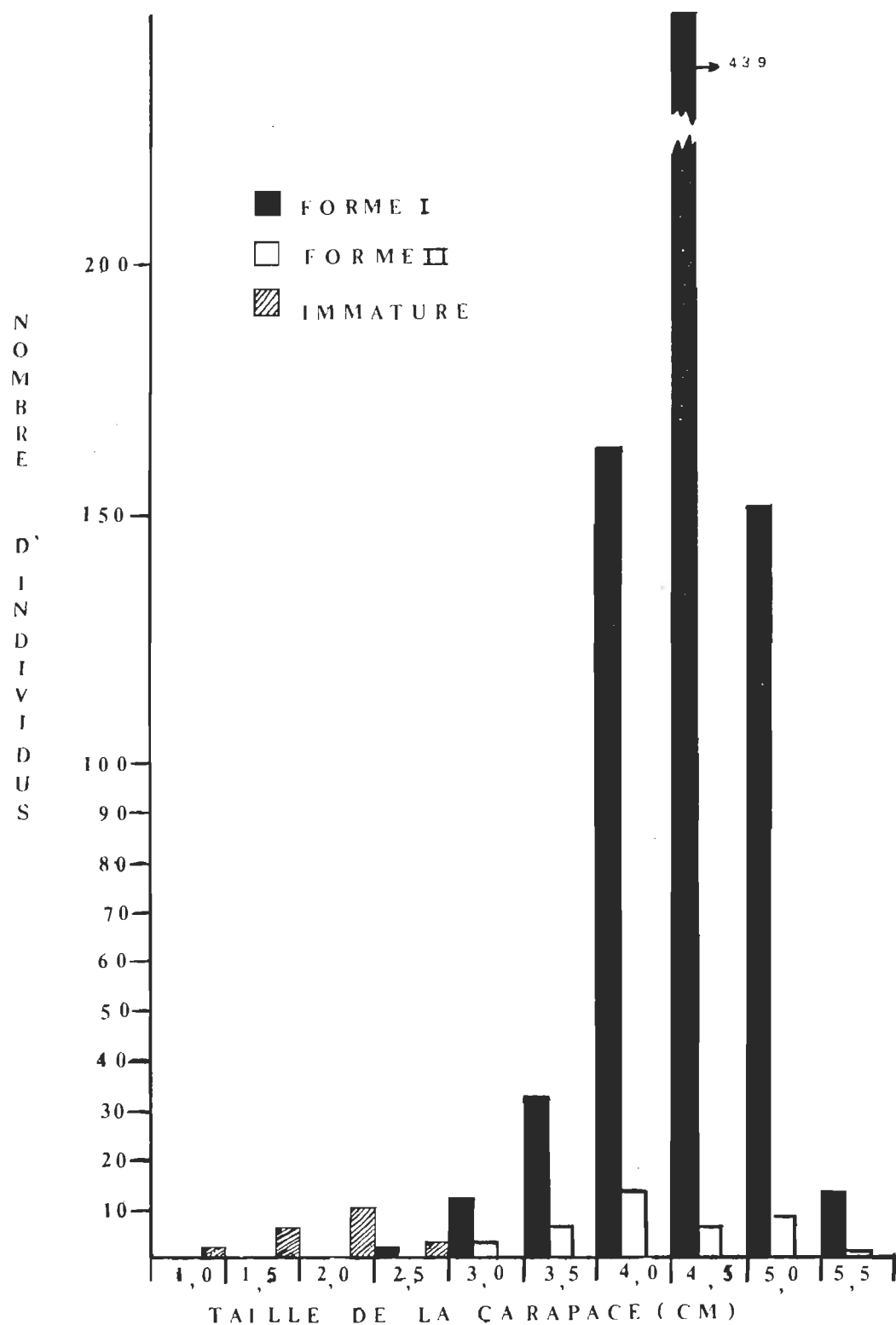


Figure 6: Forme des mâles en fonction de la taille de la carapace, pour une période d'un an.

TABLEAU 8

Cycle du développement des gonades des femelles
en fonction du temps

Stade Période	1	2		3		4		5		6		Total ¹ 100%
	Nb	Nb	%	Nb	%	Nb	%	Nb	%	Nb	%	Nb
Octobre 1975- avril 1976	2	1	0,8	1	0,8	18	14,5	79	63,8	25	20,1	124
Mai 1976	2	6	33,3	1	5,5	1	5,5	1	5,5	9	50	18
Juin 1976	-	20	52,6	17	44,8	1	2,6	-	-	-	-	38
Juillet 1976	10	13	13,8	80	85,1	1	1,1	-	-	-	-	94
Août 1976	-	6	13	10	22	25	54	4	9	1	2	46
Septembre 1976	-	-	-	1	3,1	8	25	23	71,9	-	-	32

¹ Ce total ne comprend pas les individus du stade 1, immatures, de même que le calcul du % des différents stades de développement ne le comprend pas.

Caldwell et Bobvjerg (1969), d'un avantage considérable dans un habitat de rivière où une ponte trop hâtive risquerait d'être désastreuse en période de crues printanières, les jeunes déjà libres pouvant plus facilement être emportés par le courant que les adultes. Les femelles échantillonnées le 24 avril 1976 ne portent donc pas encore d'oeufs. A la première période, qui comprend des spécimens d'octobre 1975, novembre 1975, et avril 1976, la majorité des individus nécessite encore un développement des gonades alors que 20,1% des femelles sont prêtes à pondre. Les premières femelles portant des oeufs sont échantillonnées le 7 mai 1976 et, à la fin de ce mois, les jeunes ont déjà quitté certaines femelles; 33,3% des femelles ont déjà pondu leurs oeufs alors que 50% s'apprêtent à le faire. Plusieurs portent des oeufs attachés aux pléopodes au milieu de juin; toutes ont terminé la ponte, un certain nombre, soit 52,6%, viennent juste de le faire, leurs ovaires étant récemment vidés alors que chez les autres 47,4%, le développement des nouveaux oeufs est déjà commencé. A la fin de juin les femelles ne portent plus d'oeufs bien qu'un spécimen ait été exceptionnellement capturé avec des oeufs le 19 juillet. Dans les mois de juin et juillet nous avons récolté des individus ayant récemment mué, ce qui se produit lorsque les jeunes quittent définitivement leur mère. En juillet et août le développement des oeufs se poursuit, 13% des femelles présentant encore des ovaires récemment vidés en août. En septembre, les ovaires de toutes les femelles présentent un certain dévelop-

pement, assez avancé pour la majorité, avec 71,9% du stade 5. Les autres femelles, dont les ovaires présentent un développement de stade 3 ou 4, correspondent aux pondeuses tardives du printemps passé.

Le stade de développement des femelles en fonction des classes de longueur est représenté à la figure 7. La petite taille des immatures (le stade 1), est mise en évidence dans cette figure, comme chez les mâles. Les autres stades de développement sont représentés dans les classes de longueur suivantes.

Il serait bon, ici, de rappeler que, d'après notre classification, le stade 1 correspond aux jeunes, immatures; le stade 2 regroupe les adultes, ovaires vidés, juste après la ponte. Les stades 3 à 6 correspondent à la croissance des oeufs. Il est donc normal de retrouver des femelles de toutes les tailles (sauf des immatures) dans chacun de ces stades de développement (2 à 6).

Nous avons compté le nombre d'oeufs portés par quelques femelles. Le spécimen recueilli le 7 mai, d'une taille de 5,2cm de carapace, portait 191 oeufs. Les autres portaient de 12 à 138 oeufs, mais ces chiffres sont peu représentatifs car le comptage s'effectuait sur des spécimens morts, perdant facilement leurs oeufs. Mais nous pouvons supposer la présence d'environ 150 oeufs en moyenne. Un comptage effectué par Momot (1967) donne une moyenne de 162 oeufs dans les ovaires et 94 oeufs aux pléopodes.

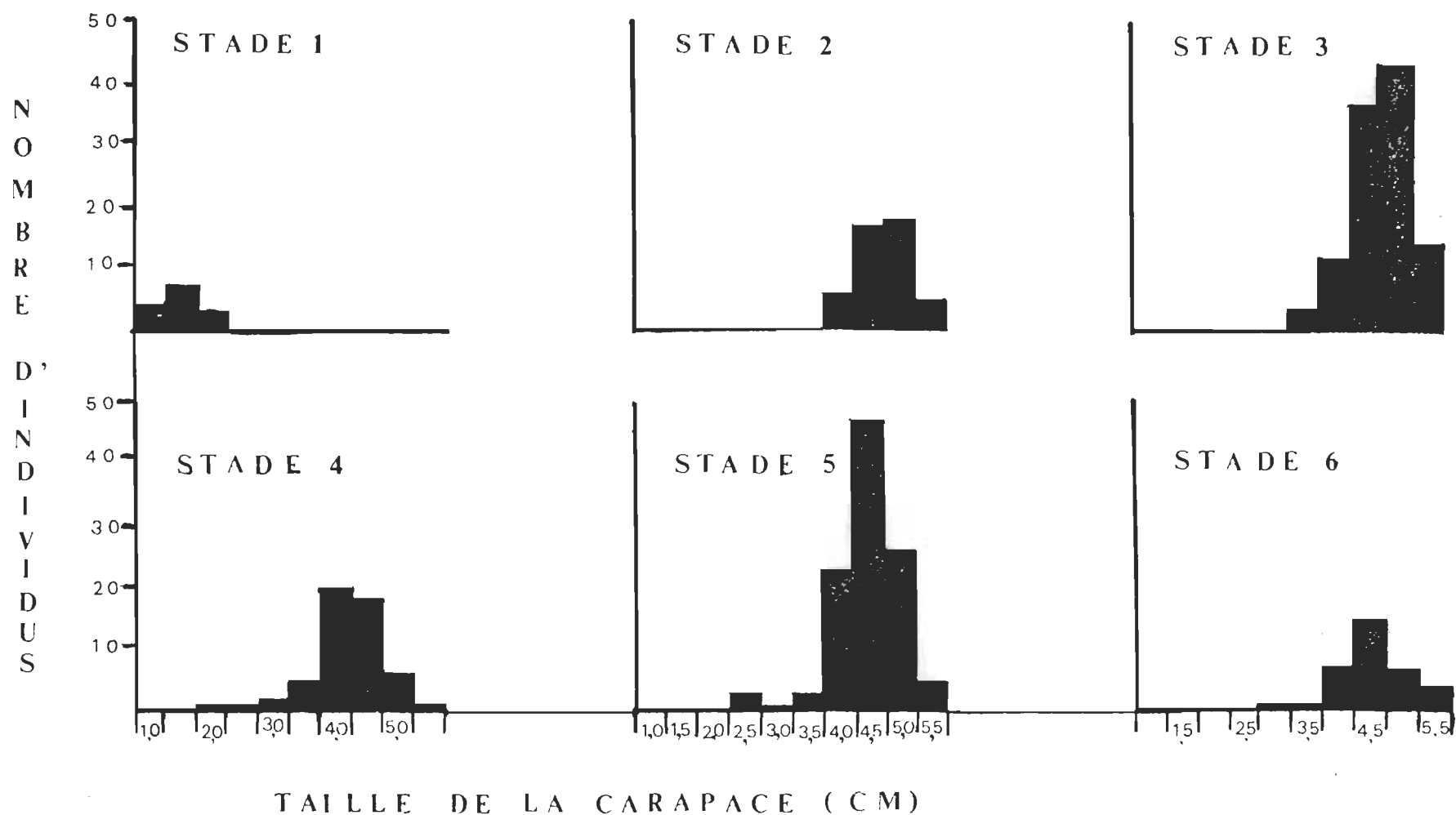


Figure 7: Cycle de développement des gonades des femelles en fonction de la taille de la carapace, pour une période d'un an.

3^o Résumé du cycle vital

Tout le cycle vital de l'espèce O. virilis est résumé dans la figure 8. Les écrevisses sortent de la léthargie hivernale à la fin d'avril. La période de copulation débute à ce moment et dure jusqu'à la fin de mai. A la fin de cette période, les mâles changent de forme. La ponte a lieu dans le courant de mai jusqu'à la fin de juin suivant les individus. Les femelles muent après le départ des jeunes, de la fin juin à juillet. Les mâles muent à nouveau à la fin de juillet pour reprendre leur forme d'accouplement. La copulation est à nouveau possible à partir de ce moment, jusqu'au début de la torpeur de l'hiver, qui commence habituellement en novembre.

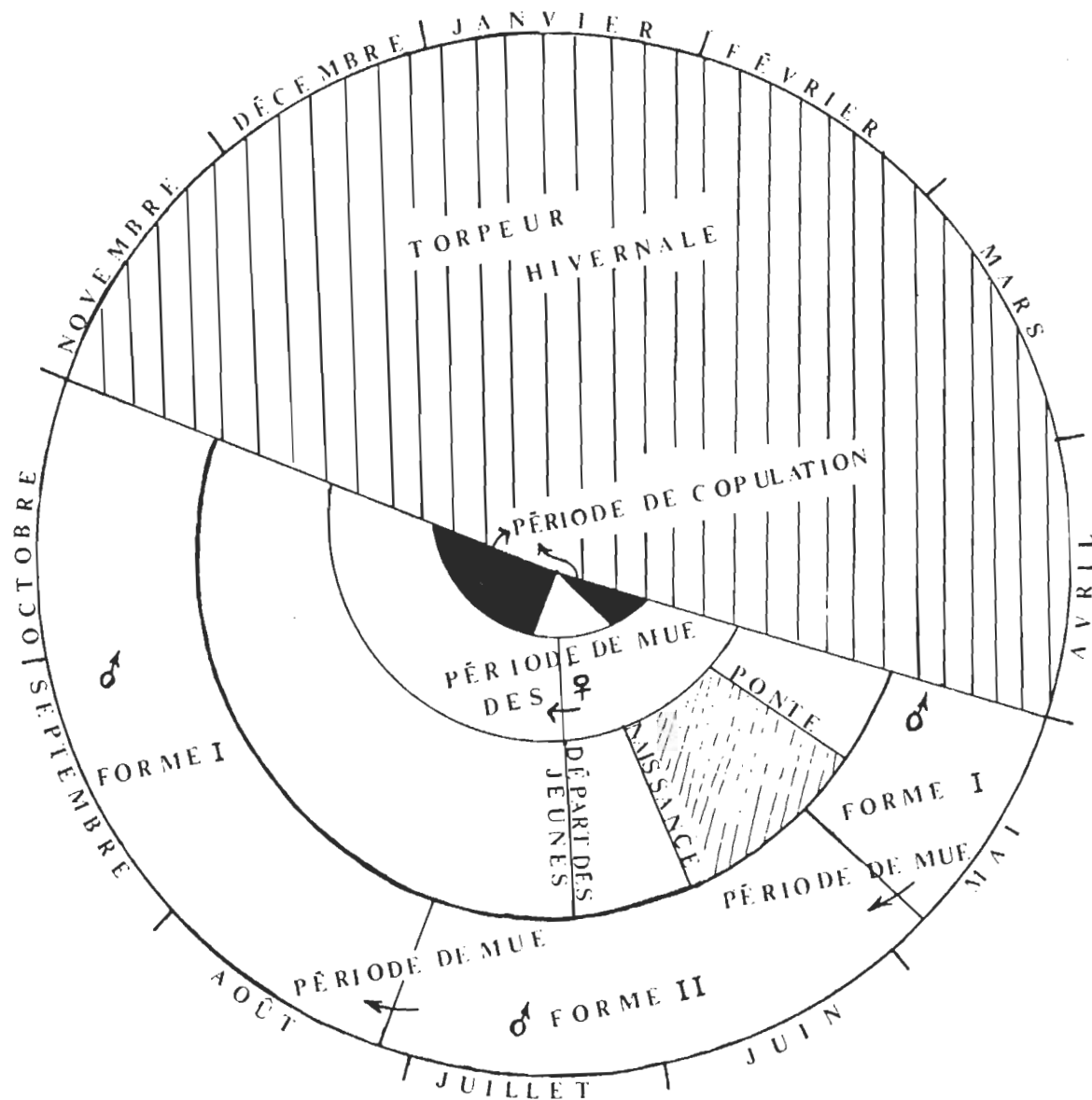


Figure 8: Cycle vital de l'espèce *O. virilis*

CHAPITRE IV

RESULTATS

Nous allons maintenant prendre connaissance des résultats des expériences portant directement sur les effets de l'augmentation de température. Les premiers résultats portent sur les températures maximums supportées par les écrevisses à chaque saison. Puis suivent les résultats des tests de $\Delta 10^{\circ}\text{C}$ proprement dits. De ces tests nous tirons les effets de la température sur la consommation d'oxygène et, ensuite, sur le comportement, par l'analyse de l'indice d'activité. Enfin, nous verrons quelles sont les conditions de température nécessaire à la production des oeufs.

A) Températures létales maximums

Nous avons d'abord cherché la température maximum supportée par les écrevisses, suivant différentes températures d'acclimatation, correspondant aux différentes saisons. Ces températures ont été choisies en fonction des températures moyennes

de chaque saison, dans le milieu naturel. Les résultats apparaissent à la figure 9.

Les écrevisses sont acclimatées aux environs de 0°C à la saison froide (hiver). Les premiers individus meurent à partir de $19,9^{\circ}\text{C}$ et la température maximum atteinte est de $37,4^{\circ}\text{C}$, pour un écart total de $17,5^{\circ}\text{C}$. Nous observons 50% de mortalité à $32,7^{\circ}\text{C}$, avec un écart de $4,7^{\circ}\text{C}$ pour les derniers 50% de mortalité.

L'acclimatation se fait à 10°C à la saison intermédiaire. Les premiers individus meurent à partir de $22,4^{\circ}\text{C}$ et il ne reste aucun survivant au-delà de $37,4^{\circ}\text{C}$, pour un écart total de 15°C . Les premiers 50% sont morts à 33°C , avec un écart de $4,4^{\circ}\text{C}$ pour les derniers 50% de mortalité.

A la saison chaude (été), les écrevisses sont acclimatées à la température de 20°C . Les premiers individus meurent à partir de $27,4^{\circ}\text{C}$ et les derniers à $39,9^{\circ}\text{C}$, pour un écart total de $12,5^{\circ}\text{C}$. Dans ce cas, 50% des individus sont morts à $34,7^{\circ}\text{C}$ et il reste un écart de $5,2^{\circ}\text{C}$ pour les derniers 50% de mortalité.

Les premières écrevisses meurent à une température plus élevée à mesure que la température d'acclimatation augmente, traduisant bien le phénomène d'acclimatation. Par contre le phénomène n'est plus aussi évident dans le cas de la température maximum supportée, puisque la température de mortalité ultime est la même pour une acclimatation aux environs de 0°C et pour 10°C .

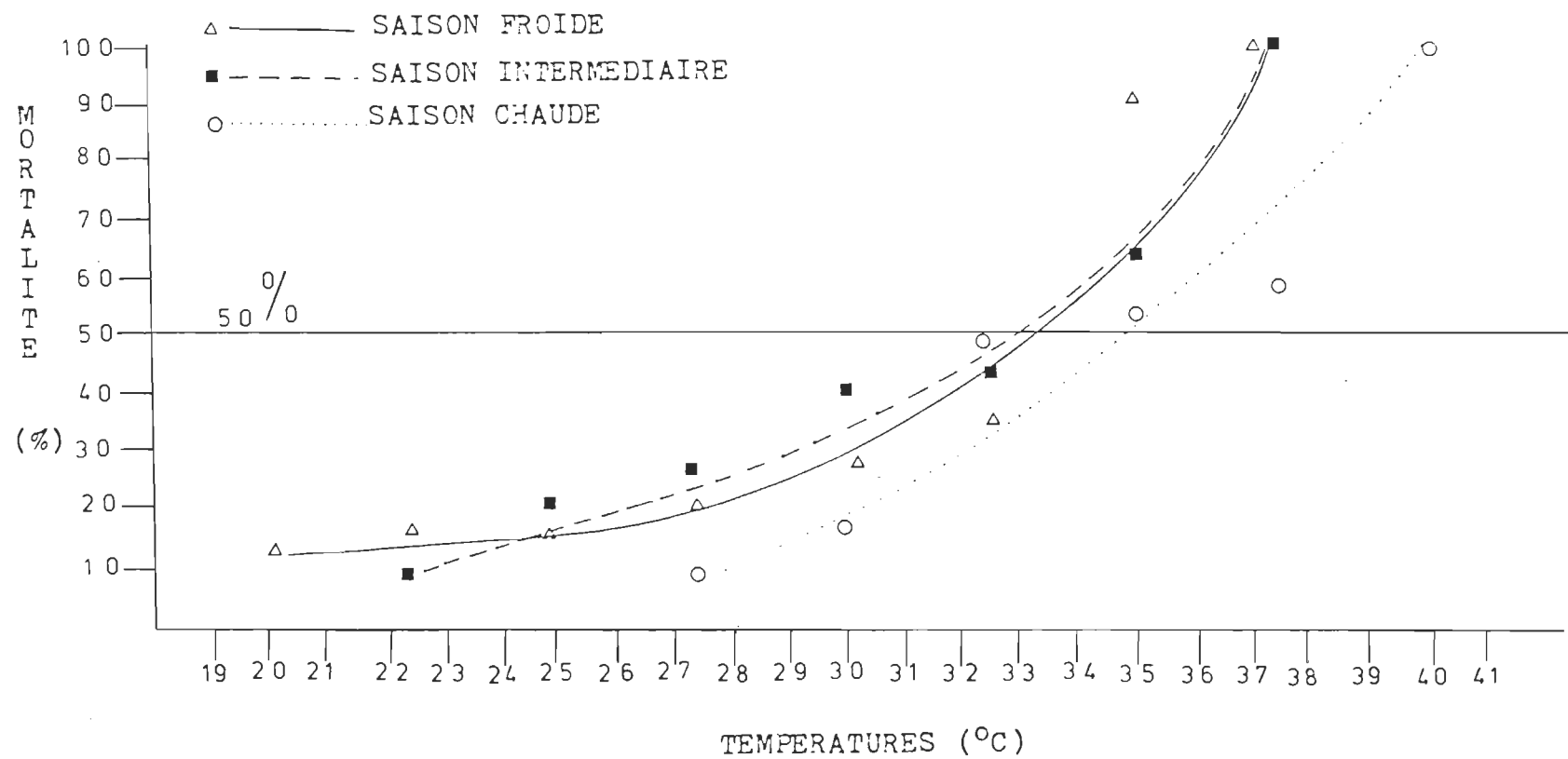


Figure 9: Températures létales maximums en fonction de la température d'acclimatation

Il semble que la température d'acclimatation de 10°C ne soit pas suffisante pour influencer l'adaptation à de hautes températures. De même, l'intervalle des températures où se situe la mortalité diminue au lieu de demeurer constante à mesure que la température d'acclimatation augmente. Mais cela signifie que nous sommes près de la limite de survie, quelle que soit la température d'acclimatation. Malgré tout, dans le dernier cas la température maximum supportée est augmentée de $2,5^{\circ}\text{C}$. L'augmentation de la température létale maximum n'est donc pas proportionnelle à l'augmentation de la température d'acclimatation.

Les températures létales minimums n'ont pas été étudiées systématiquement puisqu'elles ne sont d'aucun intérêt dans le cas de la centrale nucléaire. Nous avons quand même exécuté quelques tests de résistance au froid mais, dans le cas d'organismes aquatiques, le problème est particulier. En hiver les écrevisses supportent une eau de près de 0°C , mais si on abaisse cette température, l'eau gèlera, conduisant à la mort des écrevisses, sans vraiment vérifier leur résistance propre à de basses températures. Toutefois certaines écrevisses ont résisté à une journée entière partiellement figée par l'eau de leur contenant, gardé à une température au-dessous de 0°C .

B) Mortalité en fonction de la vitesse de variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$

Nous avons ensuite exécuté les tests de température proprement dits, suivant les différentes températures d'acclimatation, augmentant la température de l'eau de 10°C à différentes

vitesse. Nous obtenons les résultats pour les différents tests exécutés à la saison froide dans le tableau 9. La température de près de 0°C pour l'acclimatation passa alors à 10°C .

Aucun individu n'est mort à cette saison, dans la première partie des tests, quelle que soit la vitesse de variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$. Cela peut s'expliquer par le fait que le changement se situe à l'intérieur de l'intervalle des températures acceptables pour la survie des écrevisses: d'après la figure 9, les premiers individus meurent, à la saison froide, à une température de $19,9^{\circ}\text{C}$ alors que les tests augmentent la température seulement jusqu'à 10°C . Mais à la poursuite des tests, lors de la vérification de l'effet retardé, nous observons une certaine mortalité dans tous les cas, soit de 4,3% à 16%. Parallèlement, pour cette saison, aucun des individus témoins, acclimatés à près de 0°C , n'est mort, pour la même durée de séjour que pour les individus des tests. Bien que la température de 10°C ne soit pas létale en elle-même à cette saison, une trop longue exposition à cette température peut quand même amener la mort car l'organisme qui résiste à une élévation de température se fatigue à la longue si on ne lui a pas d'abord laissé le temps suffisant de s'adapter.

Nous retrouvons les résultats pour la saison intermédiaire au tableau 10. La température, de 10°C pour l'acclimatation dans ce cas, passe à 20°C . La survie n'est affectée que par la plus grande vitesse de variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$, soit lors

TABLEAU 9

Mortalité, à la saison froide, en fonction de la vitesse de
variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$

Durée des tests	Nb exposées	Mortalité	
		Tests N	Témoins %
3 heures	25	0	0
3 + 3 heures		2	8
6 heures	23	0	0
6 + 6 heures		2	8,7
12 heures	23	0	0
12 + 12 heures		1	4,3
24 heures	50	0	0
24 + 24 heures		8	16

TABLEAU 10

Mortalité, à la saison intermédiaire, en fonction de la vitesse
de variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$

Durée des tests	Nb exposées	Mortalité	
		Tests	Témoins
		N	%
3 heures	30	1	3,3
3 + 3 heures		2	6,6
6 heures	30	0	0
6 + 6 heures		0	0
12 heures	30	0	0
12 + 12 heures		0	0
24 heures	30	0	0
24 + 24 heures		1	3,3

du test de 3 heures; mais, toutefois, seulement 3,3% des individus sont morts. Dans les autres cas, aucune mortalité n'est observée. Si nous comparons avec le test de température létale, pour cette saison (figure 9), nous voyons que les premiers individus meurent à 22,4°C, avec 6,9% de morts. La température de 20°C n'est donc pas fatale en soi bien qu'elle s'approche de la température limite de survie. Par contre, c'est la rapidité de la variation de la température qui joue un rôle important ici: les organismes n'ont pas le temps de s'adapter à ce stress important et quelques-uns en meurent.

Après l'étude de l'effet retardé, nous observons à nouveau des morts dans le premier test (3+3 heures), pour une mortalité totale de 6,6%. Ici encore l'importance du stress, c'est-à-dire la rapidité du changement de température, se fait sentir: les organismes ne sont pas plus adaptés à la nouvelle température et les moins résistants du groupe meurent. Il est probable que ces individus survivraient si la température redevenait normale, c'est-à-dire à 10°C. Aucune mortalité n'est observée dans les tests de 6 + 6 heures et de 12 + 12 heures; mais les tests de 24 + 24 heures présentent une légère mortalité de 3,3%. Si ces individus ont pu résister à la montée de température, au début des tests, plus lente dans ce cas, leur organisme ne peut s'adapter à une longue exposition à une température limite. Nous ne constatons aucune mortalité chez les individus témoins pour la même période.

Les résultats des tests pour la saison chaude se trouvent au tableau 11. A cette saison, nous observons une mortalité plus forte que dans les expériences précédentes, et pour toutes les vitesses de variation de la température. Dans le test de 3 heures, 46,6% des individus meurent et à peu près la même quantité, soit 43,3%, dans le test de 6 heures. Nous observons la plus forte mortalité dans le test de 12 heures, avec 64,2% des individus et la plus faible mortalité, avec 22,7%, dans le test de 24 heures. Nous obtenons une mortalité de 16% quand la température atteint 29,9°C, à la saison chaude, dans la figure montrant les températures létales maximums (figure 9). Il est donc concevable de retrouver un minimum de mortalité d'au moins 16% dans chacun de ces tests. L'augmentation de température la plus lente (24 heures) a montré le plus faible pourcentage de mortalité, le stress étant moins important.

Des écrevisses meurent dans tous les cas, après la vérification de l'effet retardé, atteignant un total de 63,3% dans les tests de 3 + 3 heures et de 6 + 6 heures. La totalité des individus (100%) sont morts à la fin du test de 12 + 12 heures. Une plus faible mortalité s'observe encore dans le test de 24 + 24 heures, avec un total de 36,3%. Pour la première fois, nous observons une légère mortalité chez les individus témoins, avec un total de 2%, probablement une mortalité naturelle pour cette période de l'année. Mais elle ne peut expliquer qu'une faible proportion de la mortalité chez les individus tests. Les autres individus meurent parce que 30°C se situe au-dessus du ni-

TABLEAU 11

Mortalité, à la saison chaude, en fonction de la vitesse de variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$

Durée des tests	Nb exposées	Mortalité			
		Tests		Témoins	
		N	%	%	Moyenne
3 heures	30	14	46,6	0	2%
3 + 3 heures		19	63,3		
6 heures	30	13	43,3	3,3	
6 + 6 heures		19	63,3		
12 heures	14	9	64,2	0	
12 + 12 heures		14	100		
24 heures	22	5	22,7	3,3	
24 + 24 heures		8	36,3		

veau de température normale supportée, quelle que soit la température d'acclimatation, dans la limite des températures moyennes des saisons.

Nous pouvons maintenant regrouper dans un seul tableau l'ensemble des individus morts à chaque saison (tableau 12) . Ceci nous met bien en évidence que la période la plus défavorable pour la population d'écrevisses, en ce qui a trait directement à l'augmentation de température, se situe à la saison chaude.

C) Consommation d'oxygène

Nous trouvons, à la figure 10, la moyenne et l'écart-type de la consommation d'oxygène en fonction de la température d'acclimatation des individus tests et des individus témoins. Une première observation faite chez les témoins nous montre que la consommation d'oxygène, à la saison intermédiaire, a un peu plus que doublé par rapport à la saison froide, passant de 1,33 ppm d'O₂/heure à 2,75 ppm d'O₂/heure. Cette hausse correspond, dans le milieu naturel, à une augmentation de 10°C par rapport aux conditions de la saison froide. A la saison chaude, avec une augmentation de 20°C par rapport à la saison froide, la consommation d'oxygène atteint près du triple, avec une valeur de 3,32 ppm d'O₂/heure

A la saison froide, nous n'observons aucune mortalité dans la première partie des tests. Par contre, quelle que soit

TABLEAU 12

Mortalité, pour l'ensemble des saisons, en fonction de la
vitesse de variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$

Durée des tests	Mortalité (%)		
	Saison froide	Saison intermédiaire	Saison chaude
3 heures	0	3,3	46,6
3 + 3 heures	8	6,6	63,3
6 heures	0	0	43,3
6 + 6 heures	8,7	0	63,3
12 heures	0	0	64,2
12 + 12 heures	4,3	0	100
24 heures	0	0	22,7
24 + 24 heures	16	3,3	36,3

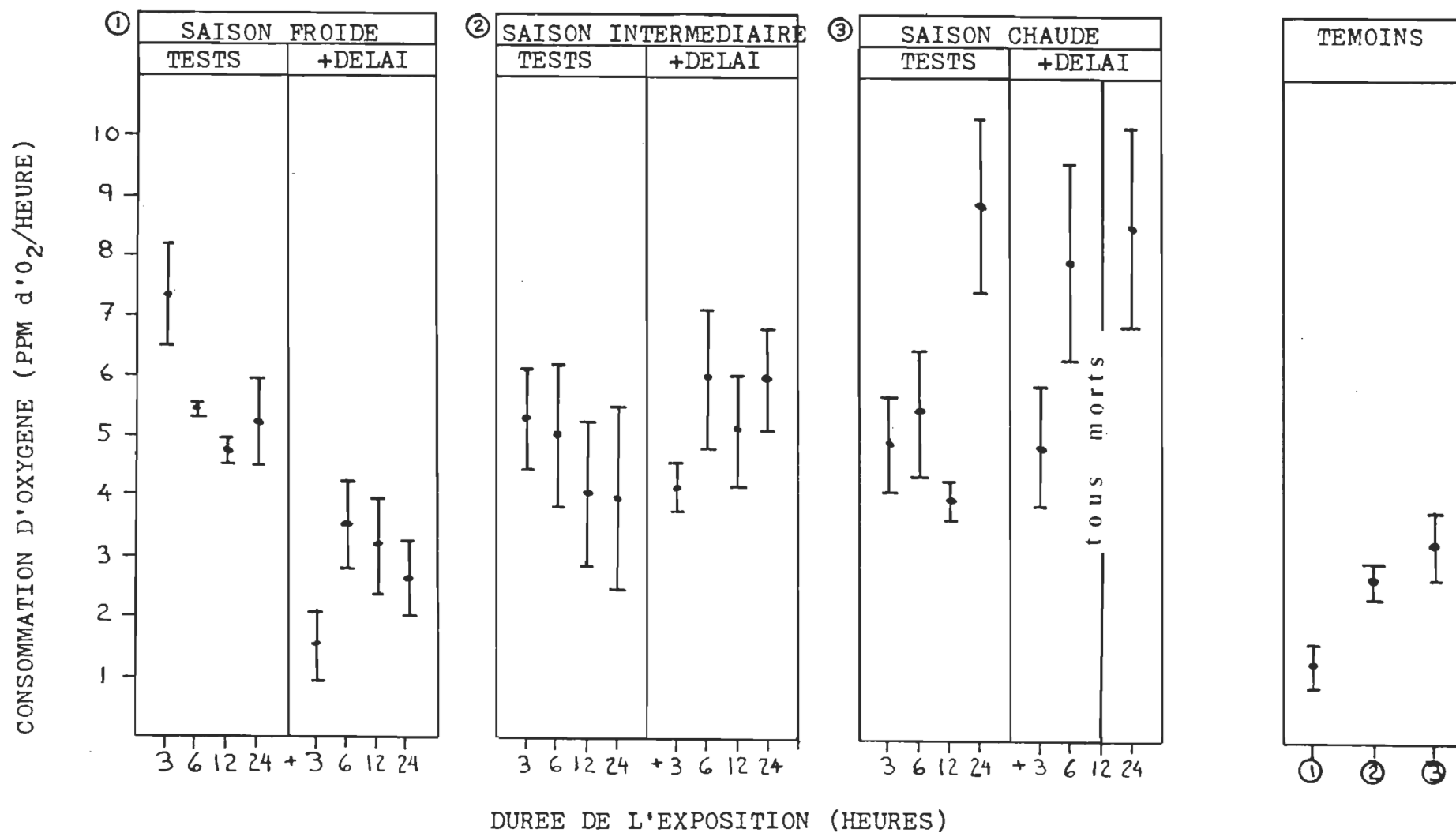


Figure 10: Consommation d'oxygène (moyenne et écart-type) en fonction de la température d'acclimatation et en fonction de la vitesse de variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$

la vitesse du changement du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$, la consommation d'oxygène est beaucoup plus élevée ($P > 99,9\%$) chez les individus tests que chez les témoins, pour la même saison. Si 10°C ne constitue pas une température létale, la vitesse trop grande du changement de température peut quand même avoir une influence sur l'organisme, qui consiste ici en une augmentation de la consommation d'oxygène. Ainsi, pour une variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$ en 3 heures, la consommation d'oxygène atteint 7,39 ppm d' O_2 /heure alors que pour une variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$ en 24 heures, elle est de 5,26 ppm d' O_2 /heure. Mais une augmentation de température de 10°C , chez les individus tests, correspond aux conditions normales de la saison intermédiaire pour les témoins. Si nous comparons alors avec la valeur de 2,75 ppm d' O_2 /heure des témoins, à la saison intermédiaire, nous remarquons que les individus tests possèdent toujours une plus forte consommation d'oxygène, à la saison froide. Ceci prouve que le changement de température affecte le métabolisme des écrevisses à cette saison.

Après l'étude de l'effet retardé, à la saison froide, la consommation d'oxygène est toujours plus élevée ($P > 95\%$) que chez les témoins, qui présentent 1,33 ppm d' O_2 /heure pour cette saison. Une plus grande consommation d'oxygène amène une fatigue de l'organisme, qui peut alors moins bien supporter une température élevée. En effet, après l'effet retardé dans les tests, nous observons une mortalité dans tous les cas. Les individus les plus résistants ont pu s'adapter et

alors le taux de respiration est moins élevé qu'au début des tests, quoique toujours supérieur aux témoins.

Les écrevisses passent en général l'hiver en léthargie, le métabolisme étant peu élevé. Une augmentation de 10°C modifie cette léthargie car c'est aux environs de 10°C que ces animaux redeviennent actifs au printemps. La très forte consommation d'oxygène peut s'expliquer par le dérangement brusque de la léthargie hivernale, passant subitement à des conditions printanières. Cette situation inhabituelle force l'organisme à réagir intensément avant de se réajuster aux nouvelles conditions. Nous observons une forte baisse de la consommation d'oxygène après l'effet retardé, dans le test de 3 + 3 heures (de 7,39 à 1,57 ppm d' O_2 /heure). Cette forte baisse peut être causée par la fatigue du métabolisme qui ne peut supporter longtemps la grande vitesse de respiration due à l'augmentation rapide de la température, amenant alors un état de coma. Probablement qu'un plus long délai à la nouvelle température conduirait à une plus forte mortalité, dans ce groupe.

A la saison intermédiaire, le changement se situe dans des limites de température d'activité normale. C'est pourquoi, dans les cas où les individus ont pu résister à la vitesse de variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$, la consommation d'oxygène n'atteint pas les valeurs élevées obtenues à la saison froide, bien qu'elle soit supérieure ($P > 99\%$) à celle des individus témoins (2,75

ppm d'O₂/heure) de la même saison, quelle que soit cette vitesse de la variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$. Mais plus la vitesse de variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$ est rapide, plus la vitesse de respiration est élevée: pour une augmentation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$ en 24 heures, la consommation moyenne d'oxygène est de 4,0 ppm d'O₂/heure, et de 5,34 ppm d'O₂/heure pour le test de 3 heures. L'augmentation de 10°C chez les individus tests, pour la saison intermédiaire, correspond aux conditions normales de la saison chaude pour les témoins. Si nous comparons alors avec la valeur de 3,32 ppm d'O₂/heure des témoins, à la saison chaude, nous remarquons que les individus tests possèdent toujours une consommation d'oxygène supérieure à cette valeur, à la saison intermédiaire, quelle que soit la vitesse de variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$.

Après le délai (ou effet retardé), la moyenne de la consommation d'oxygène des individus tests reste encore supérieure ($P > 99,9\%$) à celle des individus témoins (2,75 ppm d'O₂/heure) pour la même saison. Si nous comparons encore avec la valeur de 3,32 ppm d'O₂/heure des témoins, à la saison chaude, nous constatons que les individus tests ont toujours une consommation d'oxygène supérieure, quelle que soit la durée du délai.

A la saison chaude, la consommation d'oxygène des individus tests est supérieure ($P > 90\%$) à celle des témoins (3,32 ppm d'O₂/heure). Nous notons également une forte mortalité à cette saison. Etant donné le grand nombre de morts, les individus qui survivent sont très résistants, mais ils sont

quand même affectés par la vitesse du changement de température, par l'intermédiaire de la respiration. Après l'effet retardé, la consommation d'oxygène demeure toujours élevée (différence significative, pour $P > 95\%$), tout comme nous observons encore une très forte mortalité, dont 100% des individus dans le test de 12 + 12 heures.

En comparant les différentes saisons, globalement, nous constatons que l'effet de l'augmentation de température est le même dans la première partie des tests, soit une augmentation de la consommation d'oxygène, qui se situe alors entre 4,0 et 8,8 ppm d' O_2 /heure. Après l'effet retardé, les résultats varient en fonction de la saison, soit une forte baisse (hiver), ou une légère baisse ou augmentation, dans les autres cas.

D) Activité en fonction de la variation de température

Pour chaque test de température effectué, nous avons mesuré l'activité des écrevisses en utilisant d'abord l'index d'intensité des combats, décrit plus haut. Nous avons alors mis en évidence des différences intrinsèques dans l'agressivité des individus car, pour chaque température d'acclimatation donnée, nous obtenons des combats de toutes les valeurs d'intensité de l'index, de même que chez les témoins. Nous devons sélectionner des écrevisses ayant à peu près le même degré d'agressivité sinon l'agressivité intrinsèque des in-

dividus pourraient affecter les résultats, sans rendre compte directement de l'effet de la variation de température. Nous ne pouvons donc pas comparer entre eux tous nos tests de température par rapport au comportement des écrevisses, mais seulement ceux qui présentent des combats de la même intensité.

Seuls les tests avec délai montraient une quantité suffisante d'individus comparables, provenant de combats d'intensité "1", caractérisés par une simple prise de contact par les antennes, sans chocs violents. Dans ce cas, les deux individus s'activent à peu près de la même façon. Nous comparons, pour ces combats d'intensité "1", la moyenne de la durée du déplacement des couples d'écrevisses d'un test donné (3 + 3, 6 + 6, ...) aux différentes températures d'acclimatation, et aux témoins (tableau 13).

Nous notons, à la saison froide, l'absence de combats d'intensité "1" lors des tests de 24 + 24 heures. Un seul combat possédait cette intensité pour chacun des autres tests. Nous retrouvons plusieurs combats d'intensité "1" pour chaque vitesse de variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$ à la saison intermédiaire. Enfin, nous remarquons l'absence de combats d'intensité "1" pour les tests de 24 + 24 heures, à la saison chaude, alors que tous les individus des tests de 12 + 12 heures sont morts sous l'effet de l'augmentation de température, sans s'être battus. Nous retenons ensuite un autre point important: les valeurs obtenues pour tous les cas de durée de déplacement des écrevisses témoins sont supérieures aux valeurs de la durée du déplace-

TABLEAU 13

Durée moyenne des déplacements, pour les rencontres avec combat d'intensité "1", en fonction de la température d'acclimation.

Durée des tests			
	saison froide	saison intermédiaire	saison chaude
3 + 3 heures	17,9	26,5 \pm 1,9	39,1
6 + 6 heures	21,6	21,4 \pm 5,8	42,0 \pm 16,9
12 + 12 heures	8,45	31,7 \pm 12,6	— ⁽¹⁾
24 + 24 heures	— ⁽²⁾	30,9 \pm 0,9	— ⁽²⁾
Témoins	30,9 \pm 14,2	34,2 \pm 7,3	54,5 \pm 3,2

¹ Tous les individus sont morts à la suite de ces tests

² Aucun combat d'intensité "1"

ment des individus tests pour la même température d'acclimatation, quelle que soit la vitesse de variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$. On peut comprendre que le déplacement des individus tests soit moins prolongé que chez les témoins car le métabolisme des individus supporte la fatigue d'une plus forte respiration, telle que notée dans la figure 10. Mais pour chaque température d'acclimatation, les résultats des individus tests suivent la courbe des individus témoins, c'est-à-dire que la durée du déplacement augmente en saison intermédiaire par rapport à la saison froide et augmente à la saison chaude par rapport à la saison intermédiaire. Si nous comparons, statistiquement, la durée des déplacements des témoins, à la saison froide, à celle des individus tests, nous n'obtenons pas de différence significative ($80\% < P < 90\%$), de même qu'à la saison intermédiaire ($80\% < P < 90\%$). De même, il n'y a pas de différence entre les témoins de la saison froide et ceux de la saison intermédiaire ($40\% < P < 50\%$). Dans le milieu naturel, les écrevisses passent l'hiver en léthargie, la glace ainsi que la neige qui s'accumule sur les lacs et cours d'eau contribuant à l'obscurité du milieu. En hiver, il importe donc peu que les individus présentent un faible taux d'activité: c'est une période de léthargie. Mais les conditions d'éclairage du laboratoire font en sorte que, pendant cette période, les écrevisses demeurent actives et continuent de se nourrir. C'est pourquoi nous obtenons une valeur élevée pour le déplacement des témoins à la saison froide, comparable à la durée du déplacement de ceux à la saison intermédiaire.

A la saison froide, les tests amènent la température de l'eau à 10°C , et, comme nous avons déjà vu, les écrevisses recommencent leurs activités, au printemps, lorsque la température atteint 10°C . Les individus tests présentent donc un déplacement comparable aux témoins de la saison froide et de la saison intermédiaire.

Au printemps, on remarque une période d'accouplement (voir cycle vital, figure 8) qui fait suite à la léthargie hivernale. Il importe donc que les individus se déplacent normalement à cette période pour assurer la reproduction de l'espèce, d'autant plus que ces organismes ont l'habitude de s'accoupler à plusieurs reprises. Toutes les vitesses de variation du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$, à la saison intermédiaire, présentent une durée du déplacement des individus tests légèrement inférieure à la moyenne des témoins, quoique statistiquement non différente. Cela est dû à l'importance des écarts entre les différents couples mesurés.

De la même manière, il n'y a pas de différence statistique ($80\% < P < 90\%$) entre les individus tests et les témoins de la saison chaude, bien qu'ici encore, toutes les valeurs soit inférieures à la moyenne des témoins (tableau 13). Par contre, cette fois, le déplacement des témoins en saison chaude présente une différence significative avec le déplacement des témoins de la saison froide ($P > 95\%$) et avec celui de la saison intermédiaire ($P > 99,9\%$).

L'ensemble de nos mesures de la durée du déplacement des écrevisses lors de rencontres avec activité de combat ne présente pas de différence, statistiquement parlant, entre les individus acclimatés à la température normale de la saison et les individus ayant subis des variations de température, bien que la moyenne des valeurs obtenues pour les individus tests soit inférieure à la moyenne des témoins. Mais nous croyons toutefois que l'indice d'activité demeure un paramètre intéressant. En saison intermédiaire ainsi qu'en saison chaude, les écrevisses doivent se déplacer pour se nourrir et pour échapper aux prédateurs, grâce à la rapidité de leurs déplacements. Elles effectuent aussi des migrations au cours de l'été (cycle vital, chapitre III). A la fin de la saison chaude, se présente une nouvelle période d'accouplement qui nécessite une fois encore un haut indice d'activité. Une baisse dans leur taux d'activité peut donc nuire à la survie de la population autant que l'augmentation de la température de l'eau du milieu en elle-même.

L'activité physique, considérée globalement, ne constitue pas, pour l'instant, étant donnée le type de mesures effectuées, un bon indicateur de l'influence des variations de température. Il est possible que l'activité "combat" lors des rencontres apporte des interférences, malgré la sélection des données pour les individus supposés posséder un même degré d'agressivité. Nous devons donc retenir, pour l'instant uniquement

les données concernant l'activité métabolique, sans rejeter toutefois l'intérêt pour l'indice d'activité globale qu'il serait intéressant de reconsidérer hors des combats, la nuit, l'espèce étant nocturne.

E) Production des oeufs en fonction des conditions d'éclairage et de température

Examinons maintenant les conditions nécessaires à la production d'oeufs. Les résultats des tests sont énumérés au tableau 14. Sur trois femelles conservées tout l'hiver en eau froide (à près de 0°C) et à l'obscurité, la survivante produit des oeufs alors que sur les trois femelles à cette même température mais à la lumière, il n'y a pas de production d'oeufs. Sur trois autres femelles gardées en obscurité et à la température de la pièce (18°C), la seule survivante ne produit pas d'oeufs, de même que la survivante des trois dernières femelles à la lumière et à la température de la pièce.

Seule, l'association basse température-obscurité a conduit à la production d'oeufs. Un parallèle avec le milieu naturel montre qu'en hiver, la température moyenne de l'eau est de près de 0°C et que la neige et la glace recouvrent les lacs et cours d'eau. Nous pouvons retenir les deux conditions comme essentielles car toutes les autres variations possibles se sont montrées inhibitrices: basse température-lumière, haute température-obscurité, haute température-lumière.

TABLEAU 14

Production des oeufs en fonction de la température et
de l'éclairement

Nb de femelles	Température	Eclairement	Production d'oeufs
3	18°C	lumière	0
3	18°C	obscurité	0
3	près de 0°C	lumière	0
3	près de 0°C	obscurité	+

Il est évident que peu de femelles ont subi ce test, mais le seul résultat positif concorde tout à fait avec les conditions normales du milieu naturel alors que les données négatives reflètent les modifications apportées par la centrale nucléaire: réchauffement de l'eau et absence d'accumulation de neige et formation de glace qui assurent habituellement l'obscurité du milieu.

Ces résultats constituent un indice des difficultés d'une population à survivre dans un milieu perturbé: si la température de l'eau n'était pas assez importante pour causer la mort, toutefois, les conditions du milieu font en sorte que la population ne se renouvelle pas.

CONCLUSION

Dans le secteur étudié, les environs de la centrale nucléaire Gentilly I, les écrevisses supportent un écart de température annuel moyen de 20°C , la température moyenne de l'eau du fleuve en hiver atteignant 0°C , et 20°C en été. Une première série de tests nous montre que la température maximum supportée par des individus acclimatés à la saison hivernale atteint $37,4^{\circ}\text{C}$, de même que pour des individus acclimatés à la saison intermédiaire. La température maximum atteinte par des individus acclimatés à la saison chaude est de $39,9^{\circ}\text{C}$.

A la suite de ces tests de base, la reproduction des conditions observées dans le milieu lors du fonctionnement maximal de la centrale, c'est-à-dire une augmentation de la température de l'eau de 10°C à une vitesse plus ou moins grande correspondant à l'éloignement par rapport à la source de chaleur, nous amène d'abord à la mesure de l'effet létal direct de l'augmentation de température de l'eau. Puis, d'autres séries de mesures sur les survivants (consommation d'oxygène et activité) nous permettent de déceler les effets secondaires et de prédire les conséquences de l'augmentation

de température de l'eau sur la population sur laquelle nous avons recueilli quelques données, en parallèle.

Un changement de 10°C de la température de l'eau affecte toutes les écrevisses qui y vivent à des degrés divers dépendant de la vitesse de variation de la température d'une part et, d'autre part, de la température d'acclimatation, c'est-à-dire la saison. Quand les écrevisses ne meurent pas, elles sont au moins affectées dans leur consommation d'oxygène et, sur ce plan, la poursuite des tests dans le temps nous donnerait un plus haut taux de mortalité. Leur comportement lui aussi semble légèrement affecté, au niveau de l'activité de déplacement, dans le sens d'une diminution de ce déplacement, pour des individus ayant un même degré d'agressivité interne.

A la saison froide (en hiver), l'augmentation de température de 10°C n'est pas suffisante pour causer la mort. Le séjour prolongé à la nouvelle température cause toutefois une légère mortalité. Par contre, quelle que soit la vitesse du changement du $\Delta 10^{\circ}\text{C}$, la consommation d'oxygène est beaucoup plus élevée que chez les témoins alors que lors de l'activité de combat, la durée du déplacement est légèrement plus faible. De plus, même si les individus ne meurent pas, l'élévation de température peut causer des préjudices sur le plan de la population car, pour produire des oeufs, les femelles ont besoin de certaines conditions de température. D'après nos résultats, nous constatons que seule une femelle

conservée en eau froide et à l'obscurité a produit des oeufs. Ces résultats concordent avec ceux de Aiken (1968): une basse température (près de 0°C) et l'obscurité sont des conditions essentielles pour amener les femelles à pondre leurs oeufs, au printemps. Une élévation de 10°C de la température de l'eau en hiver, dans notre région, empêcherait la glace de se former, permettant à la lumière d'atteindre les écrevisses qui séjournent habituellement dans l'obscurité à cette saison. Ces deux conditions à la fois, réchauffement de l'eau et présence de la lumière, résultant du fonctionnement de la centrale nucléaire, se combinent donc pour empêcher les femelles de produire des oeufs.

A la saison intermédiaire (au printemps et à l'automne), la température obtenue (20°C) n'atteint pas le seuil minimum létal observé dans la première série de tests sur les températures létales maximums (figure 9), soit $22,4^{\circ}\text{C}$. Mais nous observons quand même une très légère mortalité des écrevisses lors du test le plus rapide (3 heures). Cela signifie que la variation de température a un effet létal direct dans l'environnement immédiat de la centrale qui s'explique alors par l'effet de "choc". Le séjour à la nouvelle température accentue légèrement cet effet parmi les individus ayant subi le choc thermique. Le séjour de très longue durée ($24 + 24$ heures) à une température sublétale présente aussi un effet négatif à long terme (3,3% de mortalité). La consommation d'oxygène augmente également par

rapport à la population en conditions normales mais dans des proportions moindres qu'à la saison froide. Le déplacement lors de l'activité de combat est plus prolongé qu'à la saison froide mais demeure encore légèrement inférieur à la normale.

C'est à la saison chaude (en été) que nous remarquons l'effet direct de la température sur le milieu. A cette saison de nombreuses écrevisses meurent, quelle que soit la vitesse du changement de température, bien qu'en nombre moins important à la plus grande distance mesurée (test de 24 heures). La consommation d'oxygène dépasse ici aussi celle des témoins. Encore plus d'écrevisses meurent au cours du séjour à la nouvelle température, atteinte dans la première partie des tests. Les écrevisses qui survivent encore après le séjour dans l'eau réchauffée présentent aussi une forte augmentation de la consommation d'oxygène. De plus, leur déplacement est moins important que chez les témoins lors de l'activité de combat.

L'espèce Orconectes virilis (Hagen) est la plus commune dans notre région. L'étude qualitative de la structure de la population menée en parallèle aux tests de température nous montre que la taille moyenne de la longueur de carapace est de 4,68 cm et que la classe de longueur la plus fréquente est celle de 4,5 cm, tant chez les mâles que chez les femelles. Les captures pour une période d'une année donnent 70,3% de mâles pour 29,7% de femelles. Cette disproportion dans le sexe-ratio s'explique par la combinaison de phénomènes liés au comportement (migrations saisonnières, ponte des oeufs) et de la technique d'échantillonnage utilisé.

La majorité des mâles prennent la forme reproductrice (forme I) en août pour la période d'accouplement d'automne et passent l'hiver sous cette forme, jusqu'après la période d'accouplement du printemps où un certain nombre (47,4%) se transforme alors en forme non reproductrice (forme II) par l'intermédiaire d'une mue. Les femelles ne présentent pas de transformation apparente pour la reproduction mais l'examen de spécimens à diverses périodes de l'année nous a permis de vérifier le développement des oeufs dans les ovaires, en se basant sur l'indice de développement ovarien introduit dans cette étude.

En dehors de l'accouplement, les relations de hiérarchie constituent un autre phénomène important du comportement chez les écrevisses, ayant pour rôle d'assurer l'espacement des membres du groupe. Une étude détaillée sur film, image par image, nous permettrait éventuellement la mesure précise des gestes (hautement stéréotypés chez les écrevisses) afin de dépister l'éventuelle différence dans la qualité des gestes des combats, en plus de la mesure de la durée de l'activité globale.

L'étude du groupe Thermopol (Vaillancourt et al., 1976) a démontré que la surface totale du fleuve Saint-Laurent affectée par ce réchauffement de l'eau de 10°C (dû à la centrale nucléaire Gentilly I) couvre approximativement 381 000 mètres carrés, dans une zone peu profonde, en moyenne 1,06 mètre.

Notre étude, faite en laboratoire, démontre que la survie des écrevisses n'est plus possible dans ce secteur limité. D'abord, les nouvelles conditions hivernales empêchent les femelles de produire des oeufs, ce qui implique l'absence du renouvellement interne de la population. La haute température atteinte à la saison chaude est une cause directe de mortalité. De plus, certains individus meurent également lors de l'élévation de la température aux autres saisons. Les survivants présentent, à toutes saisons, un taux de consommation d'oxygène si important qu'il est possible de prédire leur mort à plus ou moins long terme lors du séjour prolongé à la nouvelle température. Il nous reste éventuellement à démontrer l'impact de l'augmentation de température sur le comportement, à travers l'activité de combat, en orientant les efforts sur le découpage image par image de films sur les gestes lors des rencontres.

Ces quelques observations laissent prévoir la disparition de la population d'écrevisses de ce secteur en peu de temps. En effet, comme nous l'avons vu dans l'étude du cycle vital, les écrevisses vivent au plus $3 \frac{1}{2}$ ans. C'est donc la limite maximum de temps où les écrevisses persisteront dans ce secteur, étant donné l'absence de production de nouveaux jeunes.

SOMMAIRE

- 1.- Le but principal de cette étude consiste à vérifier l'effet de la pollution thermique créée par le fonctionnement de la centrale nucléaire Gentilly I sur la survie et le comportement de l'écrevisse O. virilis.
- 2.- En parallèle à cette étude, nous relevons des observations sur la population d'écrevisses. En rapport avec la reproduction, les mâles se présentent sous trois catégories de développement caractérisées par la forme des stylets copulateurs alors que les femelles se présentent sous six catégories, caractérisées par la taille des oeufs dans les ovaires.
- 3.- Nous acclimatons les écrevisses, conservées en laboratoire dans de grands bassins, à la température moyenne de la saison étudiée.
- 4.- Nous trouvons la température maximum supportée par les écrevisses au cours de chaque saison. Puis nous augmentons la température de l'eau de 10°C, dans nos tests, tel que cela se produit dans le milieu naturel lors du fonctionnement de

la centrale nucléaire. Les différentes vitesses utilisées correspondent à l'éloignement du point de rejet de l'eau chaude.

- 5.- Le % de mortalité, le taux de consommation d'oxygène et la mesure de la durée du déplacement pendant l'activité de combat constituent les paramètres étudiés.
- 6.- En hiver, peu d'écrevisses meurent mais la consommation d'oxygène est de beaucoup accélérée.
- 7.- En saison intermédiaire, seulement quelques écrevisses meurent. Le taux de consommation d'oxygène est aussi important, mais moins qu'en hiver.
- 8.- En été, un grand nombre d'écrevisses meurent. La consommation d'oxygène est aussi augmentée.
- 9.- Les femelles ont besoin de l'obscurité et d'une basse température pour produire leurs oeufs.
- 10.- Nous prévoyons la disparition à court terme des écrevisses dans le secteur du fleuve affecté par le réchauffement de l'eau de 10°C.

BIBLIOGRAPHIE

- Abrahamsson, S.A.A., 1966. Dynamics of an isolated population of the crayfish Astacus astacus Linne. *Oikos*, 17: 96-107.
- Aiken, D.E., 1965. Distribution and ecology of three species of crayfish from New-Hampshire. *Amer. Midl. Nat.*, 73: 240-245.
- _____, 1967. The crayfish Orconectes virilis: Survival in a region with severe conditions. *Can. J. Zool.*, 46: 207-211.
- _____, 1969. Ovarian maturation and egg laying in the crayfish Orconectes virilis: influence of temperature and photoperiod. *Can. J. Zool.*, 47: 931-935.
- _____, 1969. Photoperiod, endocrinology and the crustacean molt cycle. *Science*, 164: 149-155.
- Bovbjerg, R.V., 1952. Comparative ecology and physiology of the crayfish Orconectes propinquus and Cambarus fodiens. *Physiol. Zool.*, 25: 34-55.
- _____, 1953. Dominance order in the crayfish Orconectes virilis (Hagen). *Physiol. Zool.*, 26: 173-178.
- _____, 1956. Some factors affecting aggressive behavior in crayfish. *Physiol. Zool.*, 29: 127-136.
- _____, 1964. Dispersal of aquatic animals relative to density. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 15: 879-884.
- Brett, J. R., 1941. Tempering versus acclimatation in the planting of speckled trout. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 70: 397-403.
- Cairns, J., 1956. Effects of increased temperature on aquatic organisms. *Ind. Wastes*, March-April, 150-152.
- Caldwell, M.J. and R.V. Bovbjerg, 1969. Natural history of the two crayfish of North western Iowa, Orconectes virilis and Orconectes immunis. *Iowa Academy of Science. Proceedings* 76: 463-472.

- Camougis, G. and Hichar, J.H., 1959. Some studies on crayfish distribution in a small pond. *Amer. Midl. Natur.*, 62:227-321.
- Costanzo, D.J., Rudolf, G.R. and W. Cox, 1972. Social status and habit reversal learning in crayfish. *Worm runner's digest, J. Biol. Psychol.*, 14 (1): 30-32.
- Crocker, D.W., 1957. The crayfishes of New-York State (Decapoda, Astacidae). *Bull. N.Y. St. Mus. Sci. Ser.*, 355: 1-97.
- _____ and Barr, D.W., 1970. Handbook of the crayfishes of Ontario. Royal Ontario Museum, Univer. of Toronto, 1-158.
- Dubé, j., G. Vaillancourt et r. Couture, 1973. Fluctuations thermiques de la masse d'eau affectée par la centrale nucléaire de Gentilly (Québec). *L'ingénieur, Mars*, No. 288, 59e année, 16-19.
- Eibl-Eibesfeldt, I., 1961. The fighting behavior of animals. *Scient. Am.*, 205: 112-122.
- Fast, A.W., 1971. The effects of artificial aeration on lake ecology. Ph.D. Thesis, Michigan State Univ., East Lansing, 1-425.
- Fasten, N., 1914. Spermatogenesis of the American crayfish Cambarus virilis and Cambarus immunis, with special reference to synapsis and chromatid bodies. *J. Morph.*, 25: 587-649.
- Hazlett, B.A., Rittschof, D. and D. Rubenstein, 1974. Behavioral biology of the Crayfish Orconectes virilis I: Home Range. *Am. Midl. Nat.* 92: 301-319.
- Hoar, W.S., 1956. Photoperiodism and thermal resistance of goldfish. *Nature*, Vol. 178, 364-365.
- Lagler, K.F. and Lagler, M.S., 1944. Natural ennemis of crayfishes in Michigan. *Pop. Mich. Acad. Sci.*, 29: 293-303.
- Lowe, M.E., 1956. Dominance-Subordinance relationships in the crawfish Cambarellus shufeldtii. *Tulane Stud., Zool. Bot.*, 4: 139-170.
- Lunt, H.W., 1967. Studies of aggressive behavior in crayfish. Ph.D. Thesis, Univ. Illinois, 1-63.

- Momot, W.T., 1967. Population dynamics and productivity of the crayfish Orconectes virilis in a marl lake. Am. Midl. Nat., 78:55-81.
- _____ and H. Gowing, 1972. Differential seasonal migration of the crayfish Orconectes virilis (Hagen), in marl lakes. Ecology, 53: 479-483.
- Pardi, L., 1948. Dominance order in Polistes wasps. Physiol. Zool., 21: 1-13.
- Pearse, A.S., 1909. Observations on copulation among crawfishes with special reference to sex recognition. Am. Nat., 43: 746-753.
- Reese, E.S., 1964. Ethology and marine zoology. In: Oceanography and marine biology; an annual Review, Harold Barnes, Ed. Publ. George Allen and Unwin Ltd. London, 455-488.
- Rice, P.R. and Armitage, K.B., 1974. The influence of photoperiod on processes associated with molting and reproduction in the crayfish Orconectes naifs (Faxon). Comp. Biochem. Physiol., 47 A: 243 -259.
- Roberts, T.W., 1944. Light, eyestalk chemical, and certain factors as regulators of community activity for the crayfish Cambarus virilis (Hagen). Ecol. Monogr. 14: 359-392.
- Ryck, F.M., 1970. The effects of density, photophase, and sublethal thermal stress on the behavior of juvenile O. virilis and O. r. rusticus. M. Sc. Thesis, Ohio State Univ. Columbus, Ohio. 50p.
- Schjelderup-Ebbe, T., 1935. In: A Handbook of Social Psychology, edited by C. Murchinson. Clark University Press, Worcester, Mass., 847-972.
- Spoor, W.A., 1955. Loss and gain of heat tolerance by the crayfish. Biol. Bull., 108: 77-87.
- Threinen, C.W., 1958. A summary of observations on the commercial harvest of crayfish in northern Wisconsin with notes on the life history of Orconectes virilis. Wisc. Cons. Dept., Fish. Mgnt. Div., Misc. Rept., 2: 1-14.

- Vaillancourt, G., R. Couture, E. Lacoursière et J. Dubé, 1976. Effets thermiques de la centrale Gentilly I. Les Presses de l'Université du Québec, Montréal, 219 p.
- Wallace, R.A., 1973. The ecology and evolution of animal behavior. Pacific Palisades, Calif. Goodyear Pub. Co., 342 p.
- Weagle, K.V. and Ozburn, G.W., 1970. Sexual dimorphism in the chela of Orconectes virilis (Hagen). Can. J. Zool., 48: 1041-1042.
- Wynne-Edwards, V.C., 1962. Animal dispersion in relation to social behavior. Oliver and Boyd, London.